А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 58

5

МАЙ

~ 16



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1973

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 58 (1973) № 5

УДК 581.9 (235.214)

Р. В. Камелин

К ПОЗНАНИЮ ФЛОРЫ НУРАТИНСКИХ ГОР

R. V. KAMELIN. AN ACCOUNT TO THE KNOWLEDGE OF THE FLORA OF NURATAVIAN MOUNTAINS

В статье приводятся дополнения к флоре Нуратинских гор (160 видов), описывается и восстанавливается ряд таксонов. На основании новых данных кратко анализируется флора Нуратинских гор, выделяются комплексы видов флоры, приводится список эндемиков и субэндемичных видов. Предлагается выделять особый Нуратинский округ Горной Среднеазиатской провинции, сделан ряд выводов по истории степной флоры Горной Средней Азии.

Летом 1971 г. сотрудники Ботанического института АН СССР и Ташкентского ботанического сада АН Узбекской ССР В. П. Бочанцев, Р. В. Камелин, И. В. Белолипов, А. Д. Барыльникова, А. Шарипов и О. А. Титова совершили двухнедельную поездку в Нуратинские горы для сбора гербария и семян дикорастущих растений. Выехав из Джизака, группа посетила северный склон гор Койташ близ усадьбы совхоза им. Карла Маркса и поднялась на гребень хребта, затем работала на северном склоне центрального массива гор Нуратау, где побывала в ущельях близ кишлаков Дарастан, Сарымсак (Гур-дара) и Синтаб; далее, обогнув Нуратау с запада, посетила ущелье Ингичке на северном склоне Актауских гор и, проехав через предгорья южного склона Нуратау, закончила работу на южном склоне гор Койташ близ пос. Койташ, где вновь посетила гребни хребта. Были собраны около 650 номеров гербария и большая коллекция семян.

Флора Нуратинских гор достаточно известна. Здесь собирали растения в разное время многие ботаники, в том числе Е. П. Коровин, М. Г. Попов, С. Н. Лепешкин, О. Э. Кнорринг, К. З. Закиров и многие другие. В последнее время описанию растительного покрова Нуратау посвятил две монографии П. К. Закиров (1969, 1971). Во флоре Нуратинских гор им зарегистрировано 679 видов цветковых растений из 329 родов и 63 семейств. Однако при обработке собранного нами гербария в Ботаническом институте АН СССР выяснилось, что число незарегистрированных в списках видов еще довольно велико, и мы решили дополнить сведения по флоре Нуратау по материалам, собранным в 1971 г.

Нуратинские низкогорные массивы — форпост северных цепей Памиро-Алая в пустыне. Отделяясь от западной оконечности Туркестанского хребта — гор Мальгузор — ущельем р. Санзар, они несколькими цепями тянутся на 200 км между р. Зеравшан и южной частью Кызылкума. Самая северная цепь — это останцы Писталитау и Балыклытау. Основная цепь хребта ущельем Богдан-сай разделяется на горы Койташ (до 1800 м) на востоке, где имеются значительные выходы гранитоидов, и горы Нуратау (до 2170 м), где преобладают палеозойские сланцы и песчаники, а в центральной части — верхнесилурийские серые известняки. Отделяясь на западе Нуратинской межгорной впадиной, а на востоке сниженной полосой адыров южного склона Нуратау, южнее проходит еще одна цепь гор — массивы Бахильтау, Каратау, Актау (до 2000 м) с широким распространением мраморов и обособленные горы Карачатау и Хобдунтау.

Природа Нуратинских гор хорошо описана у П. К. Закирова и, отсылая за подробными сведениями к его работам, схематично охарактеризуем поясность растительного покрова этих гор. Подножья гор от 250—500 м и предгорные адыры (850—900 м) заняты группировками полынно-мятликово-осочковой полусаванны (*Artemisia diffusa* Krasch., *A. ferganensis* Krasch.) с широким участием в верхних ярусах специфических видов — *Phlomis thapsoides* Bunge, *Cousinia resinosa* Juz., *Iris songorica* Schrenk, а на более легких почвах и *Ferula assa-foetida* L. На мягких склонах адыров к ним прибавляются *Psoralea drupacea* Bunge, *Artemisia tenuisecta* Nevski, а на останцах — *Amygdalus spinosissima* Bunge и *Atraphaxis spinosa* L. Выше и глубже в горы в полусаванновых группировках господствуют *Artemisia tenuisecta*, *Cousinia horridula* Juz., а также ряд трагакантоидов — *Tragacantha nuratavica* Boriss., *T. paliurus* Boriss., *Acantholimon tataricum* Boriss. Примерно с 1000 м в низкогорьях и до 1600—1700 м в среднегорье в Нуратинских горах господствуют группировки шибляка — *Amygdalus spinosissima*, *A. bucharica* Korsh., *Pyrus regelii* Rehd., *Pistacia vera* L., с участием *Artemisia tenuisecta*, видов кузиний, *Anura pallidivirens* (Kult.) Tschern., своеобразных зопников и др. В наиболее близких к плакорным условиях среднегорья группировки шибляка особенно богаты; здесь в верхнем ярусе прибавляются *Acer semenovii* Regel et Herd., *Crataegus pontica* C. Koch, а в травяных ярусах господствуют *Elytrigia trichophora* (Link) Nevski и *Hordeum bulbosum* L. Лишь столь обычной в этих условиях в Памиро-Алае *Inula grandis* Schrenk здесь нет. Примерно с 1200 м в шибляке появляются специфические богатые группировки *Lepidolopha komarovii* C. Winkl., а в Актау и Западном Нуратау — *L. nuratavica* Krasch. С этой же высоты на северных склонах появляются пятна типчака — *Festuca valesiaca* Schleich., господствующего выше 1550—1700 м, особенно по мягким задернованным склонам. На этой же высоте на мраморах Актау появляются редкие кустики и деревца арчи — *Juniperus seravschanica* Kom., сопровождаемой трагакантоидами — *Acantholimon tataricum*, *A. nuratavicum* Zak., *Tragacantha stipulosa* Boriss. и характерными видами — *Thymus seravschanicus* Klok., *Salvia seravschanica* Regel et Schmalh. и др. В глубоких саях Центрального Нуратау роль древесно-кустарниковой растительности еще выше; на склонах здесь к видам шибляка прибавляются боярышники, *Lonicera nummulariifolia* Jaub. et Spach, *Rosa kokanica* Regel, *R. maracandica* Bunge, *Cotoneaster songarica* (Regel et Herd.) M. Pop., *Cerasus verrucosa* (Franch.) Nevski, а по днищам ущелий и *Juglans regia* L., *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem., *Crataegus songarica* C. Koch, *Salix lineariifolia* E. Wolf и др.

В результате интенсивной в прошлом земледельческо-садоводческой культуры, а также нерационального современного выпаса растительный покров Нуратау сильно изменен, и в первую очередь истреблена древесная растительность склонов. С поправкой на это, общая схема поясности Нуратинских гор (полынно-полусаванновые предгорья, шибляк и петрофитные варианты полусаванн низкогорий и среднегорья, типчаковые степи и трагакантники с фрагментами арчевых и их дериватных группировок в верхней части среднегорья) весьма обычна для всех западных «опустыненных» гор Горной Среднеазиатской провинции от Сырдарьинского Каратау до Кугитанга. Лишь развитие специфических («индикаторных») группировок джунгарского ириса на предгорной равнине, *Anura pallidivirens* и *Phlomis nubilans* Zak. в среднегорье, да отсутствие *Inula grandis* и крайняя редукция арчевых группировок создают фациальные (региональные) черты растительного покрова Нуратау.

Дополнения и критические замечания по флоре Нуратинских гор

В списке приводятся виды, дополняющие последний список видов флоры Нуратау П. К. Закирова (1971). Сюда вошли виды, собранные В. П. Бочанцевым в горах Актау, в ущ. Ингичке в 1970 г., В. П. Бочанце-

вым и Р. В. Камелиным в 1971 г. (коллекторы не указываются), а также виды, приводившиеся для Нуратау М. Г. Поповым (1960) и К. З. Закировым (1962), наличие которых подтверждается гербарными материалами (указаны коллекторы). Немногие виды, указанные в списке П. К. Закирова, но заслуживающие критических замечаний, помещены без нумерации. В указаниях приводятся отдельные горные массивы, перечисленные выше. Звездочкой отмечены впервые указываемые для Нуратау виды.

1. *Equisetum ramosissimum* Desf. Койташ: Саурюк (Кобранова); Нуратау: Синтаб, у воды.
2.* *Adianthum cappillis-veneris* L. Нуратау: Гурдара, на водопаде.
3.* *Cheilanthes persica* (Bory) Mett. ex Kuhn. Нуратау: Синтаб, известняковые скалы.
4.* *Ephedra botschantzevii* Pachom. Койташ: сев. склон, у гребня на каменниках.

Juniperus seravschanica Kom. По сев. склонам Актау: Ингичке, на мраморных обрывах.

5. *Zannichellia palustris* L. Актау: близ кишл. Андак (Попов).
6. *Achnatherum longearistatum* (Boiss. et Hohen.) Nevski. Актау: Лянгар (Закиров и Ниязов), Ингичке, группировки клена.
7. *Avena ludoviciana* Dur. Актау (Попов), Койташ: южн. склон, эфемеровые пырейники.
8. *A. sterilis* L. Актау: близ кишл. Ангудан (Лепешкин), сорно.
9.* *Brachypodium silvaticum* (L.) Beauv. Нуратау: Гурдара, орешник, лесосады. Неожиданная находка в сухих горах Западного Памиро-Алая лесного мезофильного вида.
10.* *Leymus angustus* (Trin.) Rupr. Актау: Ингичке, скалы, типичная форма. Койташ: у гребня, каменники — форма, близкая расе *L. kuznetzovii* (Pavl.) Tzvel. из Зап. Тянь-Шаня.
11.* *Novodworskia fugax* (Nees) Nevski. Нуратау: Гурдара, Синтаб, у воды.
12.* *N. semiverticillata* (Fôrsk.) Nevski. Нуратау: Гурдара, у воды.
13. *Phalaris minor* Retz. Актау (Лепешкин), сорно.
14. *Piptatherum latifolium* Roshev. Нуратау: Гурдара, группировки клена Семенова. Актау: Янгаклы (Закиров и Ниязов), Ингичке.
15.* *Thyphoides arundinacea* (L.) Moench. Нуратау: Гурдара, по долине ручья.
16.* *Carex divisa* Huds. Койташ: южн. склон, на выходе ключа.
17.* *C. orbicularis* Boott. Койташ: южн. склон, на влажном месте.
18.* *C. philocrena* Krecz. Койташ: южн. склон, на влажном месте.
19.* *Heleocharis uniglumis* (Link) Schult. Нуратау: Синтаб, в воде ручья.
20.* *Allium altissimum* Regel. Нуратау: Гурдара, Синтаб, в рощах, по долинам.
21.* *A. coeruleum* Pall. Койташ: сев. склон, залежь.
22.* *A. cupuliferum* Regel. Нуратау: Гурдара; Койташ: южн. склон; Актау: близ кишл. Андак (Попов). В зарослях кустарников и на мелкоземе в трещинах скал.
23.* *A. iliense* Regel. Актау: Ингичке, шибляк. Наши экземпляры принадлежат к расе, свойственной горам Моголтау и Нуратау, у которой листья особенно широки, а тычинки высокосросшиеся.
24.* *A. longicuspis* Regel. Нуратау: Гурдара, по долине реки.
25.* *A. oreodictium* Vved. Койташ: сев. склон, сухие склоны верхнего пояса.
26.* *A. praemixtum* Vved. Нуратау: Гурдара; Актау: Ингичке, шибляк.

Ungernia oligostroma M. Pop. et Vved. Нуратау: Гурдара; Актау: Ингичке. Цветки, полученные при выращивании растений из луковиц, позволили определить этот единственный в Нуратинских горах вид унгернии.

27.* *Salix lineariifolia* E. Wolf. Нуратау: Гурдара, по долине, у воды.
28.* *Ulmus campestris* L. s. l. Нуратау: Гурдара, по долине ручья. Очень близкая по форме листьев к *U. androsovii* Litw., но рыхлокронная форма.

29.* *Morus nigra* L. Нуратау: Гурдара, Синтаб, в заброшенных садах. Шахтут безусловно нигде в Средней Азии дико не встречается.
30.* *Urtica dioica* L. Нуратау: Гурдара, в рощах по долине ручья.
31.* *Parietaria lusitanica* L. ssp. *serbica* (Panč.) Ball et Heywood. Нуратау: Гурдара, под скалами в тени.
32. *Atraphaxis virgata* (Regel) Krassn. Нуратау: Гурдара, Синтаб; Актау (Закиров, Попов).
33.* *Rumex crispus* L. Нуратау: Синтаб, по долине ручья.
34.* *R. pamiricus* Rech. f. Койташ: сев. склон, по долине ручья, 1500 м.
35.* *Rheum cordatum* Losinsk. Койташ: сев. склон, каменистые низкогорья.
36.* *Nanophytum erinaceum* (Pall.) Bunge. Койташ: сев. склон, каменистые склоны и выходы коренных пород.
37. *Salsola paulsenii* Litw. Указывается для Нуратинской долины (Коровин).
38.* *S. titovii* Botsch. Койташ: гребень хребта. Указывается для Хобдунтау (Кудряшов).
39. *Climacoptera minkwitzae* (Korov.) Botsch. Совхоз «Нурата» (Гомолицкий).
40. *Gamanthus gamocarpus* (Moq.) Bunge. Нуратау: пестроцветы у Каракишлака (Закиров и Ниязов).
41. *Cerastium glomeratum* Thuill. Актау: близ кишл. Андак (Попов).
* *Silene brahuica* Boiss. ssp. **megacalyx** ssp. n. Calycis magnis, ad 15—18 mm lg., valde glandulosis a typo differt. Typus: Montes Nuratau, jugum Kojtasch, in vicinitate pagum Kojtasch, 20 VI 1971 (Botschanzev et Kamelin, n. 170). На гранитных скалах у гребня хр. Койташ.
42.* *S. incanescens* Ovcz. Койташ: у гребня, на каменниках; Актау: Ингичке, скалы. Этот недавно описанный с гор Хобдунтау вид широко распространен в южных цепях Нуратинских гор.
43.* *S. kuhistanica* Ovcz. Койташ, сев. склон, скалы. Очень обычный в Зап. Памиро-Алае вид, в Нуратау, видимо, только в хр. Койташ.
44.* *S. nevskii* Schischk. Нуратау: Бедели-сай (Запрометова); Актау: Янгаклы (Закиров и Ниязов). Этот более южный вид легко узнается по сильножелезистой длинной чашечке. В Актау гибридизирует с *S. incanescens* Ovcz.
45* **Silene nuratavica** R. Kam. sp. n. (Sect. *Auriculatae*). Suffruticulus humilis, laxo-pulvinatus, multicaulis. Caules a basi adscendentes, tenues, ramosi, pilis brevissimis recurvatis vix pubescentes. Folia lanceolata, acuminata, uninervia, 25—35 mm lg., 1.5—3 mm lt., glabra. Calyx anguste-clavato-cylindricus, 16—19 mm lg., pilis sparsis brevissimis simplicibus recurvatis tectus, dentibus acutiusculis, subaequilongis, 1.5—2 mm lg. Petala 13—15 mm lg., rubescentia, glabra, limbo bilabiato, unguis apice dilatatus auriculatus. Capsula flava, ovata, 9—10 mm lg. Carpophorum glabrum, 9—10 mm.

Т у р u s: Usbekistania, ad declivitates septentrionales jugi Nuratau, in vicinitate pagi Sintob, in fissuris rupium. 24 VI 1971 (Botschantzev et Kamelin, n. 436). Нуратау: Синтаб, Гурдара. Вид родства *S. tachtensis* s. l., но от всех видов отличается мелкой чашечкой, а от мелкочашечковой *S. popovii* Schischk. (Аман-кутан) — равной чашечке коробочкой и слабым нежелезистым опушением.
46. **S. pugioniifolia* M. Pop. Нуратау: Гурдара, Синтаб. Койташ: южн. склон, шибляк.
47. **S. tachtensis* Franch. Актау: Ингичке, в крупнотравниковых группировках на мраморах и в шибляке.
48. **Clematis orientalis* L. Койташ: южн. склон, в долине ручья.
49. **Delphinium (Consolida) barbatum* Bunge. Нуратау: сай, Биришек (Кобранова); Койташ: южн. склон.
50. **D. batalinii* Huth. Койташ: сев. склон и южн. склон у гребня Нуратау: Гурдара, шибляк, группировки лепидолофы.

51. **D. longipedunculatum* Regel et Schmalh. Койташ: южн. склон, под гребнем, на каменниках; Актау: Ингичке, шибляк.
52. **Pseudoclausia hispida* (Regel et Schmalh.) M. Pop. Актау: Ингичке, скалы среднегорья.
53. **Stubendorffia orientalis* Schrenk. Койташ, южн. склон, крупнозлаковые полусаванны на гранитах.
54. *Tauscheria lasiocarpa* Fisch. Актау: Лянгар (Закиров и Ниязов).
55. *Rosularia paniculata* (Regel et Schmalh.) Berger. Койташ: южн. склон, у гребня; Нуратау: Синтаб, на скалах.
Cotoneaster songarica (Regel et Herd.) M. Pop. Наиболее частый в Нуратау вид; встречаются еще две расы родства *C. nummularia* Fisch. et Mey., типичная — на скалах Актау и западной части Нуратау (Синтаб) и высокорослая форма с острыми листьями, которая заходит и в останцовые горы Кызылкума.
56. **Orthurus kokanicus* (Regel et Schmalh.) Juz. Нуратау: Гурдара, в тени скал в среднегорье.
57. **Padus mahaleb* (L.) Borkh. Нуратау: Гурдара, у ручья в верхней части ущелья и по заброшенным садам в долине.
58. **Potentilla reptans* L. Койташ: южн. склон, у воды.
59. **Rosa corymbifera* Borkh. Койташ: южн. склон, заросли в среднегорье, вместе с *R. kokanica* Regel, *R. maracandica* Bunge.
60. **Gleditschia caspia* Desf. Нуратау: Гурдара; два сильно обмерзающих деревца в лесосаду.
61. **Astragalus farctissimus* Lipsky. Нуратау: Гурдара и южн. склоны; Койташ: сев. и южн. склоны. Варьирует по величине плодов. В синонимы этого вида неправильно относится *A. janischewskii* M. Pop., вид более южный, резко отличающийся длинными цветоносами.
62. **A. globiceps* Bunge. Нуратау: Синтаб, сухие каменистые склоны.
63. **A. margusaricus* Lipsky. Койташ: южн. склон, полусаванны.
64. *A. turkestanus* Bunge. Актау: близ кишл. Шамолы (Попов).
65. *A. urgutinus* Lipsky. Койташ: сев. и южн. склоны; Нуратау: Синтаб; Актау: Ингичке и близ кишл. Шамолы (Попов), шибляк.
66. **Cicer spinosum* M. Pop. Койташ, сев. склон, верхний пояс, осыпи.
67. *C. flexuosum* Lipsky. Актау: сай Янгаклы (Попов).
68. **Meristotropis erythrocarpa* Vass. Нуратау: Гурдара, начало ущелья.
69. **Onobrychis zeravschanica* B. Fedtsch. Койташ: южн. склон, крупнозлаковые полусаванны.
70. **Ononis antiquorum* L. Нуратау: Синтаб, у воды.
71. **Oxytropis capusii* Franch. Койташ: сев. и южн. склоны, типчаковые группировки.
72. **O. tachtensis* Franch. Койташ: сев. и южн. склоны, типчаковые группировки.
73. *O. trichocalycina* Bunge. Койташ: на гребне, каменистые площадки. Актау: сай Тутек (Кнорринг и Цветкова), гора Тахку (Коровин), сай Янгаклы (Закиров и Ниязов).
74. **Trifolium pratense* L. ssp. *turkestanicum* A. Sokolovsky. Нуратау: Синтаб, у ручья.
75. *Linum corymbulosum* Reichenb. Актау: близ кишл. Ангудан (Лепешкин). Широко распространенный вид, отмеченный нами в Койташе и Нуратау.
76. *Euphorbia densa* Schrenk. Нуратау: пестроцветы у Катта-кишлака (Попов).
77. **E. rapulum* Kar. et Kir. Нуратау: Дарастан, склоны.
78. **Alcea litvinovii* Iljin. Нуратау: Гурдара; Койташ: южн. склон.
79. **Impatiens parviflora* DC. Нуратау: Гурдара, орешник.
80. *Tamarix arceutoides* Bunge. Актау: близ кишл. Ангудан (Лепешкин).
81. **Epilobium komarovii* Ovcz. Нуратау: Гурдара, в тени скал.
82. **E. turkestanicum* Pazij et Vved. Нуратау: Синтаб, влажные места.
83. *E. tianschanicum* Pavl. Койташ: южн. склон.
84. **Thymelaea passerina* (L.) Coss. et Germ. Нуратау: Синтаб, у ручья.

85. *Atamantha macrophylla* (Regel et Schmalh.) Korov. Нуратау: Гурдара; Актау: Тикалик (Кнорринг); Койташ: сев. склон, на выходах коренных пород и эродированных склонах.
86. **Daucus carota* L. Нуратау: Синтаб, сорно по долине ручья.
87. *Ferula diversivittata* Regel et Schmalh. Нуратау: Синтаб, шибляк; Актау: близ кишл. Шамолы (Попов).
88. **F. ferganensis* Korov. Койташ: южн. склон, кустарниковые группировки.
89. *F. karatavica* Regel et Schmalh. Фаришский район (Попов).
90. **F. moschata* (Reinisch) K.-Pol. Нуратау: Гурдара, на скалах.
91. **F. olgae* Regel et Schmalh. Койташ: сев. склон; Нуратау: Гурдара, Синтаб. Актау: сай Ингичке, в кустарниковых группировках и по долинам. Этот широко распространенный вид следует отличать от *F. penninervis* Regel et Schmalh., с которым он смешивался, по узким, слабозубчатым и нерезко жилковатым сегментам листьев и по форме соцветия. Предгорно-низкогорный вид *F. penninervis* обладает значительно более северным ареалом. К синонимам *F. olgae* следует отнести и тяньшанский *F. kaschkarovii* Korov.
92. **Helosciadium nodiflorum* (L.) Koch. Койташ: сев. склон, у ручья.
93. **Johrenia popovii* (Korov.) Korov. (=*Silaus popovii* Korov.). Актау: сай Ингичке, скалы.
94. **Korshinskia olgae* (Regel et Schmalh.) Lipsky. Койташ: сев. склон, кустарниковые группировки.
95. **Prangos cylindrocarpa* Korov. Нуратау: Гурдара, шибляк.
96. **Scaligeria hirtula* (Regel et Schmalh.) Lipsky. Койташ: сев. склон, шибляк.
97. **S. polycarpa* Korov. Койташ: южн. склон, полусаванны.
98. **Scaligeria vvedenskyi** R. Kam. sp. n. Monocarpica, radicis tuberiformis globosis vel ellipticis, nigro-fuscis sublaevis (non rugosis!). Caulis glaber, altus, 80—100 cm alt. costatus. Folia 2—3 pinnatisecta, segmentis lanceolatis (nec linearibus). Inflorescentia paniculata, ex umbellas pauci-(2—7) radiatas, inaequales et umbellulas 5—8-floras constans. Mericarpia 2.5—3 mm lg., oblongo-obovata, apicibus acutis (nec rotundatis, apicibus obtusis).

Typus: Uzbekistania, ad declivitates australes montium Koitasch prope pagum Koitasch, in locis lapidosis. 28 VI 1971 (Botschanzev et Kamelin, n. 538).

Нуратинские горы (Койташ, Нуратау, Актау); Кзылкум (Тамдинский Актау, Сангрунтау).

От ближайших видов — *S. conica* Korov. и *S. samarcandica* Korov. — отличается малолучевым с неравными лучами зонтиком и формой соцветия; от *S. bucharica* Korov. — неморщинистым корнем, формой листьев и продолговатыми мерикарпиями.

99. *Schrenkia pungens* Regel et Schmalh. Актау: Тутек, Ингичке, каменистые склоны.
100. **Sch. transitoria** (K.-Pol.) R. Kam. comb. n. — *Anidrum transitorium* K.-Pol. 1920. Тр. Гл. бот. сада, 36, 1 : 83. Нуратау: Синтаб, каменистые склоны.
101. *Scandix pecten-veneris* L. Койташ: сев. (Спиридонов) и южн. склоны.
102. **Torilis arvensis* (Huds). Link. Нуратау: Синтаб, по долине ручья.
103. *T. leptophylla* (L.) Reichb. Нуратау: Гурдара, сорно в садах.
104. **Centaurium pulchellum* (Sw.) Druce f. *altaica* Kit. et Hara (*C. meyeri* auct.). Койташ: южн. склон, на влажном месте.
105. **C. umbellatum* Gilib. Койташ: южн. склон, на влажном месте.
106. *Cuscuta brevistyla* Br. Койташ: близ пос. Богдан (Михельсон).
107. *C. cupulata* Engelm. Койташ: близ пос. Богдан (Михельсон).
108. **C. pellucida* Butk. Нуратау: Синтаб, на перовскии.
109. **C. tinei* Insenga. Койташ: южн. склон, на залежи.
110. **Eremostachys ambigua* M. Pop. Койташ: сев. склон, шибляк.

111. **Lagochilus intermedius* Vved. Равнина у Фариша, группировки *Phlomis thapsoides*.

112. ***Lagochilus olgae** R. Kam. sp. n. Perennis, multicaulis. Caules basi lignescentes, cortice albo tecti, erecti, saepius ramosi, brevissime hirti, demum glabrescentes, 35—45 cm lg. Folia ambitu rhomboideo-ovata, basi cuneata, bipinnatilobata, lobulis dentatis, petiolis alatis, supra brevissime et sparse pilosa. Folia superiora ad medio subflabellato 3-secta, segmentis dentatis. Flores 4—7 in axilliis foliorum superiorum sessiles. Bracteae aciculares, breviter hirti, patentes; Calyx campanulatus 15—20 mm lg., dentibus sublinearibus, rigidis, spinosis, tubum aequantibus, recurvato-patentibus. Corolla alba, 20—25 mm lg.

Typus: Uzbekistania, ad declivitetes septentrionales jugi Nuratau, in Gurdara prope pagum Sarymsak, in locis schistosis, 23 VI 1971 (Botschanzev et Kamelin, n. 391).

Nomen in honorem clarissimae Olgae Knorring-Neustrujevae datum est.

Нуратау: ущ. Гурдара, шибляк. От близких видов с линейными зубцами чашечки отличается короткими зубцами чашечки и опушением.

113. **Mentha pamiroalaica* Boriss. Нуратау: Синтаб, у воды. *M. asiatica* Boriss. и *M. pamiroalaica* представлены рядом хеморас.

114. **Nepeta cataria* L. Нуратау: Гурдара, по долине реки; Койташ: сев. склон, в кустарниках, по долине ручья.

115. **Prunella vulgaris* L. Койташ: сев. и южн. склоны, у воды.

116. **Stachys turkestanica* (Regel) M. Pop. Нуратау: Гурдара, Синтаб, у воды.

117. **Thymus seravschanicus* Klok. Койташ; сев. Актау: Ингичке, Тикалик (Попов). В Актау, видимо, особая раса.

118. **Solanum asiae-mediae* Pojark. Нуратау: Гурдара, по долине ручья.

119. **Bungea vesiculifera* (Herd.) Schischk. Актау: Ингичке, каменистые склоны.

120. **Scrophularia alata* Gilib. Нуратау: Гурдара, у воды; Койташ: сев. склон, по ручью.

121. *S. xanthoglossa* Boiss. Нуратау (Коровин).

122. **Verbascum blattaria* L. Нуратау: Синтаб, у воды.

123. **Orobanche amoena* C. Mey. f. *colossea* G. Beck. Нуратау: Синтаб, на полыни.

124. **Asperula glabrata* Tschern. Нуратау: Синтаб, скалы. Наиболее распространенный в Нуратау вид ясменника из родства *A. oppositifolia* Regel et Schmalh.

125. *Crucianella exasperata* Fisch. et Mey. Койташ: южн. склон, полусаванны, Актау (Закиров).

126. **Galium karakulense* Pobed. Койташ: сев. склон, по ручью.

127. *G. pedemontanum* (Bell.) All. Актау: близ кишл. Андак (Попов).

128. *G. tenuissimum* M. Bieb. Койташ: сев. склон (Спиридонов), миндальник, обычное растение шибляка.

Galium verum L. (*G. pamiroalaicum* auct. fl. Nuratau non Pobed.). Койташ: южн. склон, крупнозлаковые полусаванны.

Scabiosa songorica Schrenk. Койташ: южн. склон, шибляк. В горах Койташ собраны растения с синими, голубыми, голубыми с молочно-белым, белыми и красно-сиреневыми цветками. Типовые образцы Шренка имеют сиренево-голубоватые цветки, пожелтевшие при сушке. Эта раса обычна в низкогорьях Сев. и Зап. Тянь-Шаня, выше замещаясь крупноцветковой красно-сиреневой и розово-сиреневой формой, а еще выше — субальпийским красноцветковым видом *S. alpestris* Kar. et Kir. В Памиро-Алае преобладает раса *S. songorica* с крупными красно-сиреневыми цветками и есть — *S. alpestris*. Богатство расцветок в Нуратау несравненно большее;

здесь когда-то интрогрессировали две формы одного предкового типа, близкого к *S. caucasica* M. Bieb.

129. **Artemisia rutifolia* Steph. Койташ: сев. склон, скалы. По-видимому, особая раса с малоодревесневшими стеблями и без железок в опушении.
130. *Cousinia chlorantha* Kult. Койташ (Михельсон).
131. **C. dubia* M. Pop. Койташ: сев. и южн. склоны, шибляк.
132. **C. dzhizakensis* Kult. Койташ: сев. и южн. склоны; Нуратау: Синтаб, каменистые склоны. Эндем Нуратау и прилегающей территории гор Мальгузор. По левобережью Зеравшана отсутствует.
133. *C. haesitabunda* Juz. Нуратау: Дарастан, каменистые склоны, в малотипичной форме; Койташ (Михельсон).
134. **C. horridula* Juz. Койташ: сев. и южн. склоны, полусаванны низкогорий, реже и спорадически в верхней части среднегорья.
135. **C. integrifolia* Franch. Койташ, южн. склон, шибляк.
136.*×**C. paraatripurpurea** hybr. nov. (*C. microcarpa* Boiss.×*C. radians* Bunge). Койташ: сев. склон, полусаванновые группировки в сухом сае. VI 1971 (Бочанцев и Камелин, № 208).
137. *C. pseudolanata* M. Pop. ex Tschern. Актау: сай Янгаклы (Закиров и Ниязов).
138. *C. sogdiana* Bornm. Каратау: Джизман (О. Федченко). Locus classicus!
139. *C. spiridonovii* Juz. Койташ: южн. склон, полусаванны. Описан с гор Карачатау.

C. umbrosa Bunge. Нуратау: Гурдара, ореховые рощи. Не часто.

140. **Echinops dasyanthus* Regel et Schmalh. (*E. tianschanicus* Bobr.). Актау: Ингичке, петрофильные варианты шибляка.
141. *E. leucographus* Bunge. Актау: Учтут (Кнорринг, Закиров).
142. *E. maracandicus* Bunge. Койташ, 1700 м (Михельсон).
143. *Erigeron androssovii* M. Pop. Койташ: южн. склон, типчаковая группировка.
144. *Filago spathulata* Presl. Койташ (Михельсон).
145. **Jurinea kokanica* Iljin. Койташ: у гребня, каменистые склоны и пятна типчаковой степи.
146. *J. lasiopoda* Trautv. Каратау: севернее Калканата (Попов).
147. *J. nuratensis* M. Pop. Актау: Янгаклы (Закиров).
148. **Krylovia popovii* (Botsch.) Tamamsch. Нуратау: Гурдара, скалы.
149. *Lactuca saligna* L. Нуратинская долина, окрестности кишл. Джуш (Кнорринг).
150. **Lepidolopsis turkestanica* (Regel et Schmalh.) P. Pol. Нуратау: Гурдара, кустарниковые заросли.
151. **Onopordon acanthium* L. Койташ: сев. склон, сорно по ручью.
152. *Pentanema divaricatum* Cass. Актау (Якимова).
153. *Pulicaria gnaphalodes* (Vent.) Boiss. Нуратау: Марджрум-сай (Коровин).
154. *Scorzonera litvinovii* Krasch. et Lipsch. Актау: Янгаклы (Закиров и Ниязов).
155. **S. tragopogonoides* Regel et Schmalh. Нуратау: Гурдара, шибляк — желтоцветная форма, промежуточная между *S. tragopogonoides* и *S. bracteosa* C. Winkl. Койташ: гребни хребта, каменники — типичная розовоцветковая форма.
156. *Sonchus asper* (L.) Hill. Нуратау: кишл. Марджрум (Коровин).
157. *S. palustris* L. Актау: Тикалик-сай (Кнорринг).
158. **Tanacetopsis handeliiformis* S. Kovalevsk. Актау: Ингичке, шибляк.
159. *Taraxacum vernale* Schischk. Актау: Янгаклы-сай (Закиров).
160. *Tragopogon montanum* S. Nik. Нуратау: Ухум-сай (Глазунов).

В списке 1971 г. у П. К. Закирова пропущены также имеющиеся в работе 1969 г. *Melica inaequiglumis* Boiss., *Plantago lanceolata* L., *Cousinia olgae* Regel et Schmalh.

Некоторые ботанико-географические особенности флоры Нуратау

В настоящее время, по данным списков Закирова (1969, 1971) с нашими дополнениями, на территории Нуратинских гор зарегистрировано примерно 850 видов цветковых и папоротникообразных, относящихся к 378 родам и 72 семействам. Несомненно, эта цифра возрастет. Уровень богатства флоры Нуратау не менее 1000—1100 видов.

Флора Нуратинских гор не беднее флоры Моголтау и сопоставима по уровню богатства с Сырдарьинским Каратау и Кугитангом, если принять во внимание меньшую территорию и низкие высотные отметки Нуратау. А то, что сравнивать следует в первую очередь с этими горными системами, ясно по данным предварительного ботанико-географического анализа.

Основу флоры Нуратау составляют виды древнесредиземноморские (в том числе ирано-туранские и горносреднеазиатские), составляющие более 3/4 видов флоры и господствующие в зональных фитоценозах в предгорьях, низкогорьях и в большей части среднегорья. Это, например, эдификаторы полынно-мятликово-осочковой полусаванны и шибляка: древнесредиземноморские *Atraphaxis spinosa* L. s. l., *Hordeum bulbosum* L., понтически-восточносредиземноморский *Poa bulbosa* L., восточносредиземноморские *Carex pachystilis* Gay, *Elytrigia trichophora* (Link) Nevski, иранские *Crataegus pontica* C. Koch, *Pistacia vera* L., *Hulthemia persica* (Michx.) Bornm. ssp. *persica*, ирано-туранские *Achnatherum caragana* (Trin. et Rupr.) Nevski, *Ephedra intermedia* Schrenk et Mey., *Iris songorica* Schrenk, горносреднеазиатские *Amygdalus spinosissima* Bunge, *Atraphaxis pyrifolia* Bunge, *Ephedra equisetina* Bunge, *Poa relaxa* Ovcz., и особенно многочисленные горносреднеазиатские виды с более узкими ареалами — памироалайские и западнопамироалайские *Artemisia tenuisecta* Nevski, *Phlomis thapsoides* Bunge, *Perowskia scrophulariaefolia* Bunge, *Amygdalus bucharica* Korsh., *Cousinia radians* Bunge, фергано-памироалайские *Artemisia diffusa* Krasch., *A. ferganensis* Krasch., *Jurinea olgae* Regel et Schmalh. и многие другие. Но важной особенностью флоры Нуратау является значительный (по числу и значению в растительном покрове) комплекс видов, либо свойственных только западным низкогорьям Горной Среднеазиатской провинции, либо имеющих широкие ареалы в Ирано-Туране, но в пределах Горной Среднеазиатской провинции приуроченных к западным низкогорьям от Чу-Илийских гор (или от энклавов горносреднеазиатской флоры в юго-западных отрогах Джунгарского Алатау) до Кугитанга. Часто они имеются и в Копетдаге. Территории, где представлен этот прежде всего ксерофильный, но также кальцефильный комплекс видов западных низкогорий Горной Среднеазиатской провинции: низкогорья Чу-Илийских гор, особенно массивы Хантау и Кандыктас, в меньшей степени горы Анархай, все массивы Сырдарьинского Каратау, западный конец Киргизского хребта, низкогорья среднего течения р. Талас (горы Ичкелетау, Акташ, Улькун-бурул), горы Моголтау и низкогорья Западной Ферганы (Карамазар, Супетау — на севере и Сарытау и Белеснык — на юге), массивы западной части Туркестанского хребта и гор Мальгузор, Нуратинские горы и ряд территорий в Байсун-Кугитанской виргации Западного Гиссара. Виды этого комплекса глубже заходят в горы лишь в бассейне Зеравшана (долины Кштута, Могиана, отчасти по Фан-Ягнобу). Для всех этих низкогорий характерно развитие в нижнем поясе группировок полынно-мятликово-осочковой полусаванны в комплексе с элементами северных полынно-солянковых пустынь Турана и со специфической растительностью пестроцветов, особенно характерной для южных гор Средней Азии. Им свойственна упрощенная схема высотной поясности растительного покрова, обычно двухчленная; нижний пояс полусаванн и шибляка, где растительность слагается в основном восточносредиземноморскими видами, и верхний пояс арчевников, трагакантников и степей; здесь наряду с основным ядром во-

сточносредиземноморских (и особенно горносреднеазиатских!) видов участвуют (и преобладают в северных низкогорьях) виды специфичного для периферии Тянь-Шаня флороценотипа кустарниковой степи. Во флоре Нуратау мы находим множество примеров подобного распространения. Это — общие с Сырдарьинским Каратау (и иногда с Чу-Илийскими горами) *Stipa karataviensis* Roshev., *Stubendorffia orientalis* Schrenk, *Meristotropis erythrocarpa* Vass., *Oxytropis trichocalycina* Bunge, *Astragalus inaequalifolius* Basil., *Ferula karatavica* Regel et Schmalh., *Schrenkia pungens* Regel et Schmalh., *Cousinia karatavica* Regel et Schmalh., *Jurinea suffruticosa* Regel, *Tanacetopsis karataviensis* Kovalevsk., общие с Моголтау и ферганскими низкогорьями *Allium praemixtum* Vved., *Silene pugioniifolia* M. Pop., *S. obtusidentata* B. Fedtsch. et M. Pop. (=*S. paranadena* Bond et Vved.), *Astragalus cyrtobasis* Bunge, *Echinops dasyanthus* Regel et Schmalh., *Jurinea kokanica* Iljin, шире распространенные *Allium iliense* Regel, *Eremurus sogdianus* (Regel) Franch., *Tulipa korolkovii* Regel, *Atraphaxis karataviensis* Pavl. et Lipsch., *Mesostemma karatavica* (Schischk.) Vved., *Iberidella trinervia* (DC.) Boiss., *Nepeta olgae* Regel, *Bungea vesiculifera* (Herd.) Schischk., *Lepidolopha komarovii* C. Winkl., *Pseudolinosyris grimmii* (Regel et Schmalh.) Novopokr., *Trichanthemis karataviensis* Regel et Schmalh. и многие другие. Целый ряд эндемичных и субэндемичных рас флоры Нуратау замещается в остальных низкогорьях викарными видами (например, *Salvia submutica* Botsch. et Vved.; Нуратау — *S. trautvetterii* Regel et Schmalh.; Каратау). Виды этого типа ареалов принадлежат к числу оригинальнейших горносреднеазиатских ксерофитов. Так, с западными низкогорьями связаны виды горносреднеазиатских родов — *Schrenkia* Fisch. et Mey., *Trichanthemis* Regel et Schmalh., *Lepidolopha* C. Winkl., а роды *Rhaphydophyton* Iljin, *Kosopoljanskia* Korov., *Pseudoeremostachys* M. Pop., *Pseudomarrubium* M. Pop., *Niedzwedzkia* B. Fedtsch., *Cylindrocarpa* Regel, *Anura* Tschern. эндемичны для этих территорий. Здесь обычны виды примитивного ирано-туранского рода *Stroganovia* Kar. et Kir., многие резко обособленные типы полиморфных родов *Silene* L., *Astragalus* L., *Ferula* L., *Cousinia* Cass. и других. Все это показатель почтенного возраста основного ядра этого комплекса, который можно назвать «низкогорно-кальцефильным фриганоидным комплексом» флоры горной Средней Азии. Этот комплекс следует отличать прежде всего от «комплекса видов пестроцветных низкогорий», который составляет основу растительного покрова на территориях, часто непосредственно соседствующих с территориями, занятыми «низкогорно-кальцефильным комплексом». В Нуратинских горах, где комплекс пестроцветов развит крайне слабо и лишь по периферии, как и в Сырдарьинском Каратау, различение этих комплексов нетрудно. Виды низкогорно-кальцефильного фриганоидного комплекса, в отличие от «пестроцветных», участвуют в шибляковых группировках ряда высотных поясов, а значительная часть их может быть связана с арчевниками и типчаковыми степями, особенно с петрофитными их вариантами. Эти «арчево-степные» виды часто совершенно не представлены в тех более высоких горах Средней Азии, где арчевники господствуют в большом диапазоне высот и несут в своем составе значительное ядро мезофильных и «лугово-степных» видов. Отметим здесь такие виды, как *Ephedra botschantzevii* Pachom., *Gypsophila knorringiana* (Schischk.) Vved., *Parrya fruticulosa* Regel et Schmalh., *Rosularia paniculata* (Regel et Schmalh.) Berger, *Orthurus kokanicus* (Regel et Schmalh.) Juz., *Astragalus severtzovii* Bunge, *A. leptophysus* Vved., *Cicer spinosum* M. Pop., *Oxytropis tachtensis* Franch., *O. capusii* Franch., *Acantholimon nuratavicum* Zak., *Eremostachys ambigua* M. Pop., *Salvia seravschanica* Regel et Schmalh., *Thymus seravschanicus* Klok., *Cousinia dubia* M. Pop., *C. integrifolia* Franch., *Helichrysum nuratavicum* Krasch., *Scorzonera tragopogonoides* Regel et Schmalh. и др. И они зачастую обособлены в системе, обладают дизъюнктивными ареалами или имеют викарные виды в западных низкогорьях и в Копетдаге, подобно тому, как *Juniperus seravschanica* Kom., с которым

эти виды связаны, имеет там компенсирующий вид *J. turcomanica* Kom., относящийся к другому ряду развития в роде.

По западным низкогорьям доходит до Нуратау и ряд видов северного Турана, преимущественно видов каменистых пустынь и пустынных останцовых низкогорий — *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bunge, *Astragalus schrenkianus* Fisch. et Mey., *Euphorbia rapulum* Kar. et Kir. и ряд более южных низкогорных видов — *Lappula sessiliflora* (Boiss.) Guerke, *Solenanthus turkestanicus* (Regel et Smirn.) Kusn., *Albertia paleacea* Regel et Schmalh., *Echinops leucographus* Bunge и др. Число собственно туранских видов во флоре Нуратау невелико, отметим из эдификаторов — *Ferula assa-foetida* L., *F. schair* Borscz., *Convolvulus hamadae* V. Petr., *Glycyrrhiza aspera* Pall., *Heliotropium dasycarpum* Lebed., *Artemisia turanica* Krasch. Ряд специфических видов флоры являются общими только с флорой пустынных останцов Кызылкума: *Polygonum pulvinatum* Kom., *Lepidium subcordatum* Botsch. et Vved., *Astragalus ammotrophus* Bunge, *Eryngium mirandum* Borb., *Eremostachys uniflora* Regel, *Lagochilus intermedius* Vved., *Cousinia korolkovii* Regel et Schmalh., *C. sogdiana* Bornm., *Scaligeria vvedenskyi* R. Kam., *Hyalolaena depauperata* Korov. По ряду фитоценотических признаков эти виды близки к «комплексу западных низкогорий» и во флоре останцов Кызылкумов представляют «низкогорный» элемент флоры, наряду с немногими кустарниками шибляка.

Своеобразие Нуратинских гор подчеркивают довольно многочисленные эндемики и субэндемики. Более 25 видов флоры (около 3%) — эндемики в строгом смысле слова. Это *Silene nuratavica* R. Kam., *Dianthus helenae* Vved., *Erysimum nuratense* M. Pop., *Parrya nuratensis* Botsch. et Vved., *Pseudoclausia zeravschanica* (Regel et Schmalh.) Botsch., *Stroganovia angustifolia* Botsch. et Vved., *Astragalus knorringianus* Boriss., *A. nuratensis* M. Pop.,[1] *A. zakirovii* M. Pop., *Tragacantha nuratavica* Boriss., *T. stipulosa* Boriss., *Cicer grande* Korotk., *Hedysarum nuratense* M. Pop., *Johrenia popovii* (Korov.) Korov., *Acantholimon nuratavicum* Zak., *Phlomis nubilans* Zak., *Eremostachys anisochila* Pazii et Vved., *Lagochilus inebrians* Bunge, L. *olgae* R. Kam., *Salvia submutica* Botsch. et Vved., *Anura pallidivirens* (Kult.) Tschern., *Cousinia botschantzevii* Juz., *C. haesitabunda* Juz., *C. pseudolanata* M. Pop. ex Tschern., *C. schtschurovskiana* Regel et Schmalh., *Helychrysum nuratavicum* Krasch., *Lepidolopha nuratavica* Krasch., *Tanacetopsis handeliiformis* Kovalevsk. Большая часть эндемиков — неоэндемичные локальные расы, но имеется и ряд обособленных палеоэндемиков. Неоэндемики чаще родственны западнопамироалайским видам, в том числе известным из Нуратау, но ряд видов, в том числе палеоэндемичных, принадлежит также к «комплексу западных низкогорий». Кроме того, целый ряд видов свойствен только Нуратау и ближайшим среднегорным массивам Мальгузара, Туркестанского хребта и западных частей Зеравшанского хребта. Таковы *Allium cupuliferum* Regel, *A. guzaricum* Regel, *A. oreodictium* Vved., *A. taeniopetalum* M. Pop. et Vved., *Tulipa affinis* Z. Botsch., *Gypsophilla knorringiana* (Schischk.) Vved., *Silene incenescens* Ovcz., *Erysimum violaceus* M. Pop., *Parrya fruticulosa* Regel et Schmalh., *Astragalus farctissimus* Lipsky, *A. leptophysus* Vved., *A. margusaricus* Lipsky, *A. sogdianus* Bunge, *A. urgutinus* Lipsky, *Tragacantha plumata* Boriss., *Ferula dshizakensis* Korov., *Oedibasis tamerlanii* (Lipsky) Korov., *Prangos fedtschenkoi* (Regel et Schmalh.) Korov., *P. cylindrocarpa* Korov., *Schrenkia fasciculata* Korov., *Onosma maracandicum* Zak., *Cousinia olgae* Regel et Schmalh., *C. dubia* M. Pop., *C. horridula* Juz. и др. (всего около 35 видов).

Общий ксерофильный склад флоры нарушается лишь тогда, когда в глубоких ущельях развиваются группировки с участием мезофильных видов. Ряд находок 1971 г. показал, что во флоре Нуратау есть, хотя и обедненный до крайности, комплекс неморально-лесных (чернолесных)

---

[1] Подчеркнуты обособленные палеоэндемики.

видов. Это позволяет предположить, что и наличие здесь грецкого ореха, отсутствующего в Туркестанском хребте, видимо, не случайно. Вместе с *Juglans regia* L. в ущельях Нуратау растут *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem., *Crataegus songarica* C. Koch, *C. turkestanica* Pojark., *Cotoneaster songarica* (Regel et Herd.) M. Pop., *Padus mahaleb* (L.) Borkh., *Celtis caucasica* Willd., *Rosa canina* L., *Lonicera nummulariifolia* Jaub. et Spach, а в травяном покрове — *Brachypodium silvaticum* (L.) Beauv., *Melica altissima* L., *Piptatherum latifolium* Roshev., *Achnatherum longearistatum* (Boiss. et Hohen.) Nevski, *Poa silvicola* Guss., *Thyphoides arundinacea* (L.) Moench, *Carex melanostachya* M. Bieb., *Arum korolkovii* Regel, *Allium altissimum* Regel, *A. stipitatum* Regel, *Thalictrum minus* L. s. l., *Melandrium turkestanicum* (Regel) Vved., *Agrimonia asiatica* Juz., *Geranium divaricatum* Ehrh., *Impatiens parviflora* DC., *Hypericum perforatum* L., *Korshinskya olgae* (Regel et Schmalh.) Lipsky, *Nepeta cataria* L., *Cousinia umbrosa* Bunge, вместе с неморальными сорняками типа *Urtica dioica* L., *Leonurus turkestanicus* V. Krecz. et Kupr. и с гидрофильными видами *Carex orbicularis* Boott, *Ranunculus baldshuanicus* Regel, *Scrophularia alata* Gilib., *Orchis umbrosa* Kar. et Kir., *Sonchus palustris* L. и др. При всей бедности этого комплекса он, пожалуй, свидетельствует о былом более широком участии в растительном покрове Нуратау группировок чернолесья; во всяком случае наличие наиболее характерных видов заносом не объяснить. Кроме того, в ущельях северных склонов ютятся и заброшенные лесосады с очень бедным ассортиментом культур: *Morus alba* L., *M. nigra* L., *Armeniaca vulgaris* Lam., *Cerasus collina* Lej. et Court., *Vitis vinifera* L. — из плодовых; *Populus bachofenii* Wierzb., *Ulmus densa* Litw., *U. campestris* L. s. l., *Biota orientalis* (L.) Endl., *Salix excelsa* S. G. Gmel. и случайная *Gleditschia caspia* Desf. Вместе с вероятными остатками прошлых культур — *Rubia tinctorum* L., *Datisca cannabina* L., *Echinophora sibthorphiana* Guss. — этот бедный ассортимент целиком связан с прошлым более значительным заселением Нуратау таджикским населением, беженцами из Самаркандского оазиса и частично с потеснившими таджиков хорезмийцами, пришельцами из дельты Амударьи.

Таковы основные черты флоры Нуратинских гор, значительно более бедной, чем флоры остальных крупных регионов Памиро-Алая, но весьма оригинальной по составу ксерофильных элементов. Общий склад флоры Нуратау резко отличает ее от пустынных останцовых низкогорий Кызылкумов, что хорошо показал Закиров (1971), и оправдывает отнесение Нуратинских гор к регионам Горной Среднеазиатской провинции. Наличие значительного числа субэндемиков, общих с прилегающими территориями Кухистана, сближает флору Нуратау с Кухистанским округом, куда ее относят Е. П. Коровин (1961, 1962) и П. К. Закиров (1971). Но растительный покров Нуратинских гор значительно отличается от остальных районов этого округа как по позитивным, так и по негативным признакам. Кроме того, различия отдельных массивов Нуратинских гор друг от друга также значительны; например, только Актау свойственны до 10 эндемиков из общего числа их около 25—30, в том числе такие своеобразные, как *Astragalus nuratensis* и *Johrenia popovii*. По-видимому, Нуратинские горы вместе с прилегающими территориями части Мальгузора, Хобдунтау, следует выделить в особый округ Памиро-алайской подпровинции Горной Среднеазиатской провинции. Округ этот во многом более сходен с Каратавским, Моголтау-Кураминским и Западногиссарским округами, чем с собственно Кухистанским округом. Это подтверждается наличием здесь ряда эндемичных таксонов, не имеющих аналогов в Кухистанском округе (*Anura*, *Stroganovia angustifolia*, *Johrenia popovii* и др.), а также наличием и небольшого комплекса неморальных видов, отсутствующих полностью в Кухистане вне культуры (*Piptatherum latifolium*, *Thyphoides arundinacea*, *Allium altissimum*), а из кустарников — *Crataegus songarica*, *Rosa canina*.

Нуратинский округ следует, видимо, разделять на Западно-Нуратинский, Актауский, Койташ-Мальгузорский, Хобдунтауский районы и

район останцов северной цепи (Писталитау, Балыклытау), растительный покров которых един с низкогорьями Нуратинских гор.

Анализ флоры Нуратау позволяет предположить следующее.

1. Наличие в западных низкогорьях Средней Азии специфического горно-ксерофильного комплекса видов с участием ряда реликтовых типов показывает крайне слабое влияние палеогеографических условий плейстоцена на периферические массивы Средней Азии. Здесь в плейстоцене сохранился один из наиболее ксерофитных вариантов «прашиблякового неогенового комплекса» флоры. Он, видимо, лишь обогатился в плейстоцене за счет северотуранских типов, проникших к югу более далеко в связи с более южным положением в это время зональной границы, особенно по периферии гор в условиях ныне второй полосы вертикальной поясности растительного покрова. Эта полоса северотуранской пустыни в современный период сдвинута более высоко в горы.

2. Подобный же сдвиг вверх в горы и проникновение по горам далеко на юг показывают и группировки степей, близких к зональному типу, которые в Тянь-Шане и Памиро-Алае ныне свойственны высокогорьям.

3. Наличие же в западных низкогорьях специфических для них степных группировок на значительно более низких высотах в комплексе с арчевниками и трагакантниками нельзя объяснить лишь тем, что западные низкогорья перехватывают влажные воздушные массы, идущие с запада (поэтому внутренние массивы Средней Азии в целом более сухи). Более вероятна связь подобного распределения растительности с исходными различиями степей в разных центрах их автохтонного конвергентного становления. Степи возникали в южной Палеарктике на базе не вполне совпадающих исходных палеофлороценотипов. Так, степи низкогорий Средней Азии следует сравнивать со степями закавказско-североиранско-копетдагского центра развития, и исходными палеофлороценотипами для них были различные дериваты «прашибляка» — арчевники, отчасти сосново-дубовые леса (*Pinus brutia* Ten. s. l., *Quercus pubescens* Willd.). Видимо, подобные же степные ценозы возникали на всей территории Древнего Средиземья, и эти степи — древнесредиземноморского типа. Севернее же, на территории современной Степной области, исходными палеофлороценотипами для степей были на западе неморальные леса (дубняки из *Quercus robur* L.), сосняки; в центральной части — они же и группировки южной тайги; на востоке — сосняки, лиственничники и наиболее северные и континентальные варианты «прашибляка», дериватами которых являются кустарниковые степи Алтай-Тяньшанского центра, миндальники и абрикосники Даурии. В континентальных районах зональные степи включили в себя большое количество южнотаежных видов. Зональные степи поэтому — это степи южнопалеарктического типа. Именно их горные варианты достигают высокогорий Средней Азии. Плейстоценовые изменения не затронули только степной комплекс западных низкогорий, но сильно повлияли на степи внутренних гор Азии. Правда, в постплейстоцене на стыке западных гор Средней Азии и ее высоких внутренних гор, подвергавшихся оледенению, появилась возможность совмещения этих двух различных по происхождению типов степей, ранее полностью разделенных поясом неморального чернолесья.

Автор очень признателен В. П. Бочанцеву за совместную работу в Нуратау и за внимание к данной работе.

ЛИТЕРАТУРА

Закиров К. З. (1955, 1962). Флора и растительность бассейна реки Зеравшан. 1 и 2. — Закиров П. К. (1969). Растительный покров Нуратинских гор. — Закиров П. К. (1971). Ботаническая география низкогорий Кызылкума и хребта Нуратау. — Кнорринг О. Э. (1934). Растительность Нуратаусских гор. Изв. ГБС РСФСР, 66, 5. — Коровин Е. П. (1923). Растительные формации

Нуратинской долины. Тр. Туркестанск. научн. общ., 1. — Коровин Е. П. (1961, 1962). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. 1 и 2. — Попов М. Г. (1960). Растительность Самаркандской области. Тр. Инст. каракулеводства, 10.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 IV 1972).

SUMMARY

The Nuratavian mountainsflora counts after recent additions 850 species, of which 25 are endemic and about 35 are almost endemic for the territory, which is suggested to be distinguished as special Nuratavian district of the Middle-Asian montane province. The distinguished for the first time complex of species of the western lower mountains of the Middle Asia — the Praemountain-limestone-«friganoid» complex, including the «juniper-steppian» species of this complex, is specially examined. Two formations of steppe types of the Mountain Middle Asia with different centres are distinguished. It is supposed, that pleistocene changes have produced little effect on the flora of Ancient Mediterranean type steppes, as well as on the flora of peripheral massifs of Mountain Middle Asia in general.

УДК 581.132 : 58.035 : 581.14 : [582.949.2+582.683.2]

Б. С. Мошков и Г. А. Одуманова-Дунаева

ВЛИЯНИЕ ФОТОСИНТЕЗА НА РАЗВИТИЕ ПЕРИЛЛЫ МАСЛИЧНОЙ (*PERILLA OCYMOIDES* L.) И АБИССИНСКОЙ КАПУСТЫ (*BRASSICA CARINATA* A. BRAUN) В УСЛОВИЯХ НЕПРЕРЫВНОГО ОСВЕЩЕНИЯ

С 5 рисунками

B. S. MOSHKOV AND G. A. ODUMAÑOVA-DUNAYEVA. THE INFLUENCE OF PHOTOSYNTHESIS ON THE DEVELOPMENT OF *PERILLA OCYMOIDES* L. AND *BRASSICA CARINATA* A. BRAUN UNDER CONDITIONS OF PERMANENT ILLUMINATION

При ежесуточном исключении атмосферной углекислоты на определенное время (от 8 до 14 часов) в условиях непрерывного освещения достаточной интенсивности наблюдается переход к репродукции у никтофильного (короткодневного) растения — периллы масличной и замедление или прекращение репродуктивного развития у никтофобного (длиннодневного) растения — абиссинской капусты.

Реакции, протекающие при продолжительном ежесуточном освещении (вплоть до непрерывного) и противоположным образом влияющие на развитие растений разных актиноритмических (фотопериодических) групп, нуждаются для своего осуществления в присутствии атмосферной углекислоты, а следовательно, в значительной мере зависят от фотосинтеза.

Непрерывное освещение представляет собой световой режим, в наибольшей степени стимулирующий развитие длиннодневных (никтофобных) видов и подавляющий развитие растений короткого дня (никтофильных). Между тем природа реакций, протекающих при длительном ежесуточном освещении и влияющих на репродуктивное развитие растений разных актиноритмических групп, остается невыясненной.

Из имеющихся литературных данных можно заключить, что нарушение нормального метаболизма в течение всего длинного дня или его части приносит ущерб развитию никтофобных растений и вызывает зацветание никтофильных видов в условиях светового режима, неподходящего для их развития. Так, в атмосфере азота на длинном дне задерживается развитие рудбекии, овса (Чайлахян и Константинова, 1960) и плевела (Evans, 1962), но наблюдается зацветание периллы, сои и сорго (Чайлахян и Константинова, 1960). При обработке листьев цианидами в условиях длиннодневного режима подавляется развитие рудбекии и ускоряется развитие периллы красной (Аксенова, 1966).

Однако перечисленные воздействия не являются специфическими и вызывают расстройство широкого круга обменных процессов. Это затрудняет определение роли отдельных сторон метаболизма в описанных явлениях. Неясным остается значение фотосинтеза в реакциях, происходящих на длинном дне и непрерывном освещении и регулирующих онтогенез.

Хотя большинство цитированных нами авторов объясняет результаты своих опытов нарушением окислительно-восстановительных процессов, полученный эффект можно с неменьшим основанием отнести за счет сокращения фотосинтеза. Например, в атмосфере азота на свету фотосинтез исключается вследствие отсутствия атмосферной углекислоты. Длительное пребывание растений или их листьев в анаэробных условиях приводит к отравлению фотосинтетического аппарата продуктами ана-

эробного обмена и значительно тормозит последующий фотосинтез в нормальной атмосфере (Рабинович, 1951). Цианиды уже в концентрации 3.10^{-4} M препятствуют нормальному превращению первичных продуктов фотосинтеза, что на 95% подавляет процесс фиксации CO_2 в целом (Calvin и др., 1951).

С другой стороны, две попытки установить влияние фотосинтеза на развитие никтофильных растений методом исключения атмосферной углекислоты в период длительного дополнительного освещения окончились неудачей скорее всего вследствие несовершенной методики эксперимента (Eaton, 1924; Harder и др., 1944). С тех пор прошло много лет, однако тщательной проверки этих опытов не последовало.

В процессе изучения роли фотосинтеза в фотопериодической реакции растений мы поставили ряд опытов с никтофильным растением периллой масличной *Perilla ocymoides* L. и никтофобным растением абиссинской капустой *Brassica carinata* A. Braun. Опыты проводились в условиях непрерывного освещения при периодическом исключении атмосферной углекислоты в течение каждых 24 часов.

В продолжение 1—1.5 месяцев periллу выращивали при непрерывном люминесцентном освещении (25—30 вт/м²), исключающем ее репродуктивное развитие. Затем на растениях оставляли по одному листу (6—7-го яруса) и по два безлистных пазушных побега (5—6-го яруса), листья герметично заключали в небольшие стеклянные камеры обтекаемой формы (см. рис. 1), через которые циркулировал в зависимости от задачи опыта обычный воздух или воздух, очищенный от углекислоты в щелочных поглотителях. Растения помещали на свет зеркальных ламп накаливания (ЗН-7 и ЗН-8). Мощность лучистого потока на уровне листьев составляла 350—370 вт/м². Опыты с периллой были повторены 4 раза в течение 1968—1971 гг.

В первой серии опытов (см. рис. 2) растения периллы были разделены на несколько групп (по 6 растений в каждой группе), получавших различный световой и воздушный режимы в соответствии с вариантами опыта: 1) 10-часовой день при мощности света 350—370 вт/м² или 200—220 вт/м² в нормальной атмосфере; 2) непрерывное освещение (350—370 вт/м²) при ежесуточном исключении атмосферной углекислоты из камер в течение 14 часов; 3) непрерывное освещение (200—220 вт/м²) при ежесуточном исключении атмосферной углекислоты из камер в течение 14 часов; 4) непрерывное освещение (200—220 вт/м²) в атмосфере обычного воздуха; 5) 18-часовой день при мощности света 350—370 вт/м или 200—220 вт/м² в атмосфере обычного воздуха.

Снижение интенсивности света осуществляли применением экрано из писчей бумаги. Через две недели листья вынимали из камер, и расте ния вновь помещали на непрерывный люминесцентный свет.

У контрольных растений, получавших 10-часовой день (вариант 1) через 16—19 дней от начала фотопериодического воздействия сформиро вались репродуктивные точки роста, через 1—1.5 месяца наступило цве тение.

Значительно позднее контрольных, на 34—37-й день, перешли к ре продукции растения периллы, у которых листья освещались непрерывн (350—370 вт/м²) и по 14 часов в сутки лишались атмосферной углеки лоты (вариант 2). Через 60—65 дней около 80% точек роста у этих расте ний стали репродуктивными, и у большинства из них на 74—108-й ден опыта можно было отметить раскрывание первых цветков. Исключени атмосферной углекислоты на 14 часов в сутки на фоне пониженной мощ ности непрерывного освещения заметно задержало развитие перилл (вариант 3).

Непрерывное освещение при 200—220 вт/м² (вариант 4) и 18-часово день в атмосфере обычного воздуха (вариант 5) полностью исключаю репродуктивное развитие растений. В течение всего опыта (около 100 дней они оставались вегетативными, что подтверждено микроскопическим ана лизом точек роста.

Во второй серии опытов (см. табл. 1) при непрерывном освещении лампами накаливания варьировалась длина ежесуточного безуглекислотного периода. На непрерывном свету (350—370 вт/м^2) листья периллы в течение двух недель лишались атмосферной углекислоты на 6, 8, 10 и 14 часов. У всех растений за время опыта образовались репродуктивные точки роста. При исключении атмосферной CO_2 на 6 часов в сутки растения в течение 60 дней оставались вегетативными. С увеличением экспозиции в безуглекислотной атмосфере развитие периллы ускорялось. Появление цветков было отмечено только в вариантах с исключением атмосферной углекислоты в течение 10—14 часов ежесуточно. В остальных вариантах цветения не было, появившиеся зачатки соцветий подверглись израстанию.

ТАБЛИЦА 1

Развитие периллы масличной в условиях непрерывного освещения светом ламп накаливания при ежесуточном исключении атмосферной углекислоты на различные сроки

Варианты опыта	Число дней до появления первых репродуктивных точек роста	Процент растений с репродуктивными точками роста в следующие дни опыта		Состояние растений к концу опыта
		50-й	60-й	
10-часовой день	16	100	100	Цветение, плодоношение
Непрерывное освещение, 14 часов в атмосфере без CO_2	37	67	100	Бутонизация, цветение
Непрерывное освещение, 10 часов в атмосфере без CO_2	39	75	100	Бутонизация, цветение
Непрерывное освещение, 8 часов в атмосфере без CO_2	58	0	33	Частичное израстание, бутонизация
Непрерывное освещение, 6 часов в атмосфере без CO_2	—	0	0	Израстание репродуктивных точек роста
Непрерывное освещение в обычной атмосфере	—	0	0	Вегетативное

В третьей серии опытов (см. рис. 3) использовались растения с двумя супротивными листьями (6—7-го яруса), составившие 5 групп по 6 растений в каждой группе. Один лист у всех растений в течение 10 суток выдерживался на коротком 10-часовом дне; в темновой период листья помещались в светонепроницаемые пакеты. Второй, супротивный лист каждого растения заключался на этот же срок в стеклянную камеру. В этих камерах для листьев пяти групп растений создавался различный световой и воздушный режимы: 1) короткий день в обычной атмосфере (контроль); 2) непрерывное освещение (350—400 вт/м^2), 14 часов в сутки в атмосфере без CO_2; 3) непрерывное освещение (50—60 вт/м^2), 14 часов в сутки в атмосфере без CO_2; 4) непрерывное освещение в атмосфере обычного воздуха (50—60 вт/м^2); 5) непрерывное освещение (50—60 вт/м^2) в атмосфере обычного воздуха, но через 5 суток лист удалялся.

У всех растений сохранялось лишь по одному побегу в пазухе листьев, находившихся в камерах. Через 10 суток листья вынимались из камер и растения помещались на непрерывный свет.

Контрольные растения, у которых оба листа находились на коротком

дне, через 18 дней образовали репродуктивные точки роста, а к концу опыта (на 50-й день) бутонизировали и цвели.

В варианте 4, где один лист получал короткий день, а второй находился при непрерывном освещении, развитие было полностью подавлено



Рис. 1. Камера с герметично заключенным в нее листом. Через камеру может циркулировать воздух без CO_2 или обычный воздух.

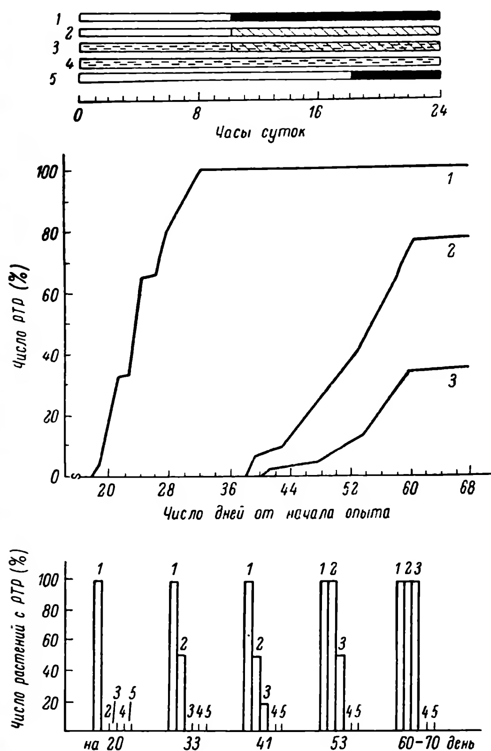


Рис. 2. Развитие *Perilla ocymoides* L. в условиях непрерывного освещения светом ламп накаливания при ежесуточном исключении атмосферной углекислоты на 14 часов.

В верхней части рисунка изображены варианты опыта (*1—5*): *светлые полосы* соответствуют экспозиции растений на свету (350—370 вт/м²) в обычной атмосфере; *косая штриховка* обозначает исключение атмосферной углекислоты на свету; *зачернены* темновые периоды актиноритма в нормальной атмосфере; *горизонтальные штрихи* обозначают снижение мощности света до 200—220 вт/м². *РТР* — репродуктивные точки роста.

и растения до конца опыта оставались вегетативными.

Репродуктивное развитие растений, с некоторым отставанием от контрольных, наблюдалось при удалении листа, освещавшегося непрерывно, еще до окончания актиноритмического воздействия на супротивный лист (вариант 5).

Растения, у которых один из листьев был помещен на непрерывный свет (350—400 вт/м²) и ежесуточно по 14 часов находился в атмосфере без CO_2, сформировали первые репродуктивные органы на 24-й день, а к концу опыта 71% точек роста были репродуктивными (вариант 2). Снижение мощности лучистого потока (вариант 3) заметно ослабило эффект исключения углекислоты. Процесс развития в этих условиях значительно затянулся, и процент репродуктивных точек роста на растениях снизился до 54%.

Результаты опытов показывают, что листья периллы, находившиеся в условиях благоприятного актиноритмического режима, стимулируют репродуктивное развитие, а листья, освещавшиеся непрерывно, подавляют актиноритмическую реакцию.

При исключении фотосинтеза на 14 часов в сутки ингибирующее действие листьев, находившихся при непрерывном освещении, снижается, и под влиянием второго листа, выдержанного в условиях короткого дня, растения переходят к репродуктивному развитию.

В ряде опытов исключение атмосферной углекислоты проводилось при непрерывно люминесцентном освещении. Декапитированные растения периллы в водной культуре с двумя парами листьев (4-го и 5-го ярусов) и пазушными побегами заключали в стеклянные приборы, состоящие из двух пришлифованных друг к другу частей. В нижнем защищенном от света сосуде с раствором Гельригеля помещались корни, в

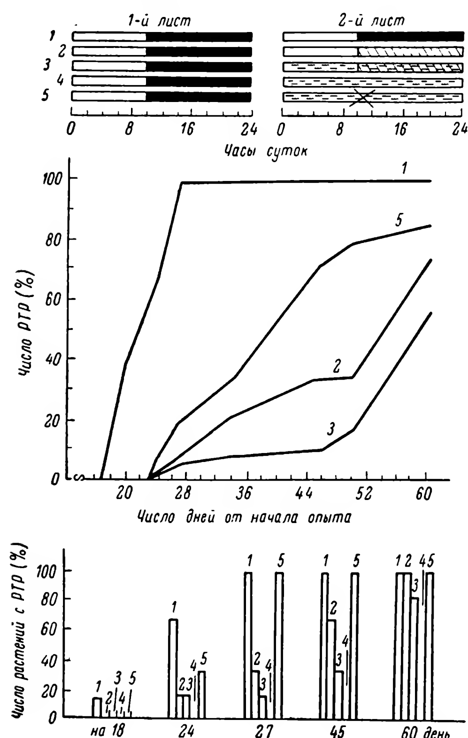


Рис. 3. Развитие *Perilla ocymoides* L. с двумя супротивными листьями, помещенными в условия различного светового и воздушного режима.

Горизонтальные штрихи обозначают снижение мощности света до 50—60 вт/м². Вариант 5 (перечеркнут) — 2-й лист удален через 5 суток после начала опыта. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

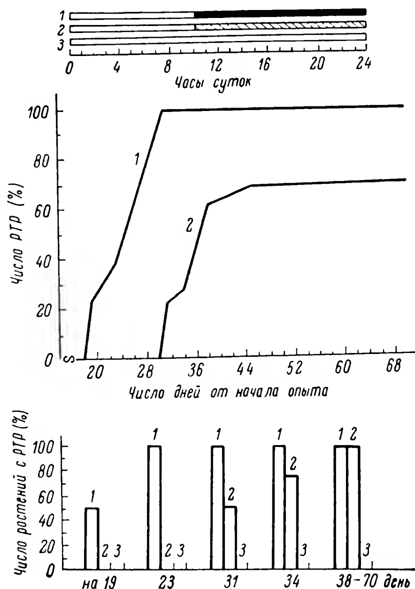


Рис. 4. Развитие *Perilla ocymoides* L. в условиях непрерывного люминесцентного освещения (25—30 вт/м²) при ежесуточном исключении атмосферной углекислоты на 14 часов.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

верхней части — надземные органы растений. Стебель закреплялся в горловине прибора с помощью параллоновой пробки. Через приборы протягивался воздух, лишенный CO_2, или обычный воздух. Во время экспозиции растений в атмосфере без углекислоты использовали раствор Гельригеля, приготовленный на воде, не содержащей углекислоты. В течение двух недель для периллы создавался различный световой и воздушный режимы, затем растения вынимались из приборов и содержались в обычной атмосфере при непрерывном освещении.

Наблюдения за развитием растений показали следующее (рис. 4). В нормальной атмосфере при мощности непрерывного люминесцентного света 25—30 вт/м² (вариант 3) перилла остается вегетативной неопределенно долгое время (более 100 дней). Растения, получавшие в течение двух недель 10-часовой день (вариант 1), через 15—19 дней образовали репродуктивные точки роста, а затем перешли к цветению. При ежесуточном исключении атмосферной углекислоты на 14 часов (вариант 2) через 31—37 дней в условиях непрерывного люминесцентного освещения у периллы образуются репродуктивные точки роста, спустя некоторое время растения переходят к бутонизации.

В связи с тем что периодическое исключение атмосферной углекислоты при непрерывном освещении периллы в наших опытах оказалось эффективным, следует признать значительную роль фотосинтеза в процессах,

возникающих при продолжительном и достаточно интенсивном освещении и тормозящих развитие никтофильных растений.

Есть основания считать, что в условиях светового режима, неблагоприятного для развития, в листьях ряда растений вырабатываются некоторые вещества, ингибирующие актиноритмическую реакцию (Мошков, 1936, 1939; Чайлахян, 1947, и др.). В свете наших данных можно предполагать, что при длительном освещении фотосинтез обусловливает образование ингибиторов репродуктивного развития периллы масличной или их активность.

Представитель никтофобных растений — абиссинская капуста — выращивалась в условиях 12-часового дня, исключающего ее цветение, сперва при люминесцентном освещении, а затем под лампами накаливания для лучшего формирования механических тканей в черешках, что необходимо для успешной герметизации листьев. Через 1—1.5 месяца на растениях оставляли по одному листу (6—7-го яруса) и верхушечную точку роста, листья герметично вставляли в стеклянные камеры. Растения (по 6 на вариант) размещали в установке из зеркальных ламп накаливания (ЗН-7) при мощности света на уровне листьев 250—300 вт/м^2.

В течение 10 дней в камерах варьировался световой и воздушный режимы, затем листья вынимались из камер и растения вновь помещались на 12-часовой день под люминесцентные лампы.

В нормальной атмосфере при непрерывном освещении лампами накаливания наблюдается самое быстрое развитие абиссинской капусты: бутоны образуются на 10—14-й день. При исключении атмосферной углекислоты на 3, 6, 7 и 8 часов в сутки абиссинская капуста задерживает свое развитие, несмотря на непрерывное освещение, так же, как при помещении растений в темноту на эти сроки. Абиссинская капуста, получавшая в сутки по 9 часов света в атмосфере без углекислоты или по 9 часов темноты, оставалась вегетативной (табл. 2).

В опытах с никтофобным растением, абиссинской капустой, отчетливо обнаруживается тесная связь актиноритмической реакции с фотосинтезом. Всякое исключение атмосферной углекислоты (фотосинтеза) при непрерывном освещении действует аналогично темноте и задерживает

ТАБЛИЦА 2

Бутонизация абиссинской капусты при замене темновой фазы актиноритма светом в атмосфере без углекислоты

Варианты опыта	Число дней до начала бутонизации	Процент бутонизирующих растений в следующие дни опыта:		
		15-й	25-й	55-й
Непрерывное освещение в нормальной атмосфере	9	100	100	100
Непрерывное освещение, 3 часа в атмосфере без CO_2	14	33	100	100
21-часовой день в нормальной атмосфере	14	50	100	100
Непрерывное освещение, 6 часов в атмосфере без CO_2	17	0	67	100
18-часовой день в нормальной атмосфере	17	0	40	100
Непрерывное освещение, 7 часов в атмосфере без CO_2	17	0	25	46
17-часовой день в нормальной атмосфере	17	0	40	60
Непрерывное освещение, 8 часов в атмосфере без CO_2	17	0	33	67
16-часовой день в нормальной атмосфере	19	0	40	40
Непрерывное освещение, 9 часов в атмосфере без CO_2	—	0	0	0
15-часовой день в нормальной атмосфере	—	0	0	0

бутонизацию растений. Для развития абиссинской капусты весь световой период вплоть до критической длины дня должен протекать при одновременно идущем фотосинтезе.

Таким образом, периодическое исключение фотосинтеза при непрерывном освещении достаточной интенсивности действует на растения разных актиноритмических групп противоположным образом: стимулирует развитие никтофильного растения — периллы масличной при не-

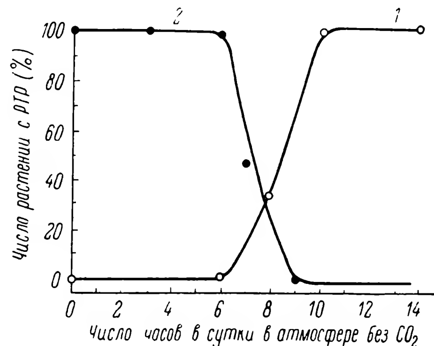


Рис. 5. Противоположный характер развития никтофильных и никтофобных растений при периодическом исключении атмосферной углекислоты в условиях непрерывного освещения.

1 — *Perilla ocymoides* L., никтофильное растение; *2* — *Brassica carinata* A. Braun, никтофобное растение.

благоприятном световом режиме — и подавляет развитие никтофобного растения — абиссинской капусты в световых условиях, благоприятных для цветения (см. рис. 5).

На основании приведенных материалов можно сделать следующие выводы.

1. При ежесуточном исключении атмосферной углекислоты на определенные сроки в условиях непрерывного освещения достаточной интенсивности наблюдается переход к репродукции никтофильного растения — периллы масличной и замедление или прекращение репродуктивного развития никтофобного растения — абиссинской капусты.

2. Реакции, протекающие при продолжительном ежесуточном освещении (вплоть до непрерывного) и противоположным образом влияющие на ход развития растений разных актиноритмических групп, нуждаются для своего осуществления в присутствии атмосферной углекислоты, а следовательно, в значительной мере зависят от фотосинтеза.

3. Фотосинтез играет большую роль в осуществлении нормальной актиноритмической реакции как никтофильных, так и никтофобных растений.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенова Н. П. (1966). Действие цианида на развитие рудбекии и периллы в условиях различной длины дня. Физиол. раст., 13, 2 : 265—268. — Мошков Б. С. (1936). Роль листьев в фотопериодической реакции растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. А, 17 : 25—30. — Мошков Б. С. (1939). О передаче фотопериодической реакции листьев точкам роста. ДАН СССР, 24, 5 : 492—494. — Рабинович Е. (1951). Фотосинтез, 1, гл. 13 и 19. — Чайлахян М. Х. (1947). О природе задерживающего цветение действия листьев. ДАН СССР : 55, 1. — Чайлахян М. Х. и Т. Н. Константинова. (1960). Влияние анаэробиозиса на фотопериодизм растений. ДАН СССР, 135, 6 : 1539—1542. — Calvin M., J. A. Bassham, A. A. Benson, V. Lynch, C. Quellet, L. Schon, W. Stepka, N. E. Tolert. (1951). Carbon dioxide assimilation in plants. Symp. Soc. Exptl. Biol., 5 : 284—305. — Eaton F. (1924). Assimilation-respiration balance as related to length of day reactions of soybeans. Bot. Gaz., 77 : 311—321. — Evans L. T. (1962). Inflorence initiation in *Lolium temulentum* L. III. Austr. J. Biol Sci., 15, 2 : 281—290. — Harder R., O. Bode, H. Witsch. (1944). Photoperiodische Untersuchungen in *Kalanchoe blossfeldiana*. Jahrb. Wissensch. Bot., 99: 381—394.

Агрофизический научно-исследовательский институт, Ленинград.

(Получено 19 VI 1972).

SUMMARY

It is shown that in conditions of carbon dioxide exclusion during certain periods and constant illumination of sufficient intensity the shortday plant *Perilla ocymoides* starts flowering and the longday plant *Brassica carinata* retards or stops developing. The reactions taking place under prolonged light conditions and contrarily affecting the reproduction of different photoperiodic plant groups need atmospheric CO_2; consequently, they depend on photosynthesis.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.5.0001.2 : 581.526.45

Ю. И. Самойлов

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ СРАВНЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ШКАЛ РАМЕНСКОГО, ЭЛЛЕНБЕРГА, ХУНДТА И КЛАППА

С 3 рисунками

YU. I. SAMOILOV. SOME RESULTS OF COMPARISON OF THE ECOLOGICAL SCALES OF RAMENSKY, ELLENBERG, HUNDT AND KLAPP

Так как экологические шкалы весьма полезны при геоботанических исследованиях, а их применение сдерживается отсутствием узкорегиональных шкал, представляет интерес сопоставление существующих шкал с целью оценки ошибок, возможных при использовании этих шкал за пределами районов, для которых они составлены. В работе показано, что амплитуды одних и тех же видов (более 200) по шкалам увлажнения Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа совпадают вполне достаточно, чтобы с помощью любой из них характеризовать приуроченность сообществ к определенному увлажнению. Это заключение проверено ранжированием ряда луговых ассоциаций с применением названных шкал.

Геоботаника постоянно нуждается в экологических данных. При этом во многих случаях требуются данные не эколого-физиологические, а дающие возможность огрубленной сравнительной оценки экологических особенностей видов. Такого рода данные нужны не только для фитоиндикации, но, например, и для классификации и ординации растительности. Получившие широкое распространение методы классификации с предварительной группировкой видов часто основываются на анализе межвидовых сопряженностей (Самойлов, 1970; Миркин, 1971). Однако выделяемые таким образом группы можно получить и другим путем — объединением видов непосредственно по экологическому сходству (Апаля, 1971). Этот путь кажется менее трудоемким, но предполагает знание экологии видов и обеспечивает сопоставимые результаты лишь при наличии формализованного эталона, шкалы. Поэтому вполне понятно, что появление экологических таблиц (или шкал), составленных Л. Г. Раменским с сотрудниками (1956), вызвало большой интерес. С одной стороны, высказывались критические замечания о несоответствии экологии ряда видов их оценкам по таблицам и о сугубо региональной пригодности последних (Ниценко, 1957), с другой — немногие попытки применить таблицы в конкретных условиях выявили неоспоримые достоинства их. Так, Ф. Б. Прижуков (1962) на луговой растительности поймы р. Луги показал, что сообщества, относимые к разным ступеням шкалы увлажнения, действительно хорошо различаются физиономически и занимают экотопы с разной глубиной грунтовых вод; оценка богатства почвы по растительности (с помощью таблиц) неплохо совпала с содержанием в почвах доступных соединений элементов питания. Подобные результаты получил и В. С. Ипатов (1964), сравнивший соответствие построенных

после изучения среды рядов типов осинников по увлажнению и богатству с рядами, полученными с помощью экологических таблиц. К сожалению, работы такого рода крайне редки, хотя привязку описываемых сообществ и ассоциаций к градациям шкал Раменского можно встретить в большом числе публикаций.

Вероятно, известная осторожность, с которой геоботаники обращаются к экологическим шкалам, объясняется неоднократно повторявшимся утверждением о региональном значении шкал, об их пригодности только в пределах центральной полосы европейской части СССР. Это положение справедливо, но, по-видимому, не в той степени, как считал А. А. Ниценко (1957). Несовпадение амплитуд по шкалам с наблюдаемыми в природе бывает кажущееся, зависящее от неточности априорных представлений об условиях среды (примеры с почвенным богатством приводят некоторые авторы: Работнов, 1958; Прижуков, 1962). Другая причина несовпадения — действительный недостаток шкал Раменского, заключающийся в том, что режим увлажнения и богатство почвы оценивались, вероятно, без точного разграничения горизонта, откуда то или иное растение получает влагу и питание. В отношении шкал богатства почвы этот факт отмечался в литературе: оценка ее богатства по моховому покрову часто отличается от оценки, полученной по травяно-кустарничковому ярусу (Ипатов, Тархова, 1969). То же происходит со шкалой увлажнения: вид, достигающий длинными корнями грунтовых вод, будучи мезофитом, может совмещаться с ксерофильными видами, имеющими поверхностную корневую систему, и поэтому получить оценку амплитуды, сдвинутой в сторону недостаточного увлажнения, т. е. он будет охарактеризован как ксерофит. Возможно, так получилось с амплитудой *Medicago falcata*, которая, судя по шкале Раменского, должна встречаться в обилии «массово» только при лугово-степном увлажнении, но нередко господствует в луговых сообществах, местообитания которых по остальным видам оцениваются как сухолуговые.

Не исключено также, что при объединении местных шкал иногда неоправданно сглаживались смещения благоприятной для вида полосы значений фактора при изменении «конкурентной обстановки» от зоны к зоне, о которых упоминают Л. Г. Раменский и др. (1956).

Названные причины и ряд других привели к тому, что неточности в отношении отдельных видов заставляют с осторожностью использовать данные шкал Раменского в районах, лежащих за пределами центра европейской части СССР. В настоящем сообщении поставлена задача проверить степень оправданности этих опасений.

Чтобы сделать вывод о пригодности для разных районов экологических шкал, возможны несколько путей. Во-первых, сравнение амплитуд одних и тех же видов по разным экологическим шкалам. Во-вторых, составление экологических рядов сообществ определенной территории по данным изучения факторов среды и сопоставление их с рядами, построенными по шкалам. И в-третьих, сравнение по экологическим шкалам видов, часто встречающихся вместе, в одних сообществах («свит» по Ниценко, 1969а, б, «сопряженных групп» по Самойлову, 1970, «биоэкогрупп» по Апаля, 1971). Если виды каждой группы окажутся сходными по экологии и отличающимися от видов других групп, то шкалы можно считать пригодными для изучаемого района. Мы попытались применить два первых способа проверки.

Известно, что наряду с экологическими шкалами Раменского подобные, но значительно более огрубленные шкалы разработаны и используются в ГДР и ФРГ (Ellenberg, 1952; Petersen, 1953; Wagner, 1955; Hundt, 1964, 1966; Klapp, 1965) и Голландии (Vries и др., 1957). Таблицы связи относительной встречаемости 96 луговых видов со степенью увлажнения, величиной pH, содержанием гумуса и доступных соединений фосфора и калия, приводимые в работе Хундта (Hundt, 1966), к сожалению, не сопоставимы с таблицами Раменского. Сравнению препятствует и узость амплитуды по увлажнению, и сложность выведения сум-

марной оценки богатства почвы по отдельным показателям. Иначе дело обстоит с амплитудами видов по увлажнению, представленными в шкалах Элленберга (пятибалльной, точнее шестибалльной), Клаппа (десятибалльной) и в девяти-восьмибалльной шкале Петерсена—Вагнера—Хундта. Остановимся сначала на последней, так как она наиболее близка к шкале Раменского: в отличие от шкал Элленберга и Клаппа шкала, примененная Хундтом, предусматривает и оценку ширины амплитуды — амплитуда может охватывать от одной до семи ступеней.

Хундт (1964) дает амплитуды 100 «основных» и примерно 150 важных видов растений кормовых угодий ГДР. Из этих 250 видов около 220 приведены и в таблицах Раменского. Чтобы сравнить амплитуды, необходимо идентифицировать отдельные ступени шкал обоих авторов. Это

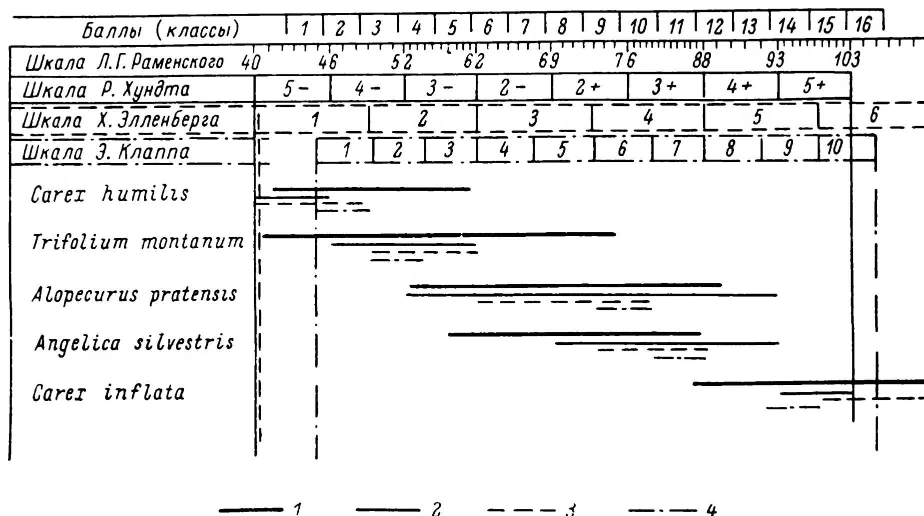


Рис. 1. Соотношение границ амплитуд увлажнения, охватываемых различными экологическими шкалами.

Границы и амплитуды видов по шкалам: *1* — Раменского; *2* — Хундта; *3* — Элленберга; *4* — Клаппа.

возможно, так как имеется подробная характеристика местоположений и растительности, относимых к каждой ступени шкалы (Wagner, 1955). Указывается, что ступень 2 (2+ и 2— по Хундту)— нормальная ступень увлажнения хороших тучных лугов с выравненным водным бюджетом; ступень 3+ относится к влажным лугам с большой (до 40%) примесью сыролуговых растений; ступень 4+ — мелкоосоковые болотистые луга, ненадолго затопляемые крупноосоковые луга, пересыхающие ложбины с *Ranunculus repens* и другими ползучими травами; ступень 5+, наконец, охватывает постоянно переувлажненные крупноосоковые луга и мочажины верховых болот. Что касается отрицательных ступеней, то 3— обозначает сухие луга, 4— сообщества с существенной ролью овечьей овсяницы, ковыля, тимьянов, кошачьей лапки, смолки, т. е. степных и пустошных растений, а при полном преобладании степных дерновинных злаков местообитание относится к ступени 5— (рис. 1).

Следовательно, общая амплитуда условий (от 5+ до 5—) охватывает градации шкалы Раменского от болотного увлажнения (94—103), что легко устанавливается по амплитудам массового обилия *Carex gracilis* (95—103) и мочажинных сфагнов (*Sphagnum dusenii* — 97—103; *Sph. cuspidatum* — 97—104), примерно до среднестепного (40—46)., Точное определение второй (нижней по увлажнению) границы шкалы Хундта затруднительно. По-видимому, наиболее ксерофильные виды в условиях ГДР снижают обилие только в силу избыточного, а не недостаточного увлажнения, и приуроченность *Stipa capillata* и *S. pennata* к ступени

5— (с указанием на «полностью степной дерн») должна означать, что следует сравнивать эту ступень с амплитудой ковылей при обилии «массово». Однако соответствующая амплитуда *S. capillata*, по Раменскому, — 31—39, а *S. pennata* — 44—47. Ориентируясь по другим ксерофильным злакам (*Koeleria gracilis*, *Phleum phleoides*) и видам, амплитуды которых захватывают ступень 5—, мы пришли к выводу, что эта ступень ограничена градацией 40. Иными словами, с достаточной точностью можно считать, что ступень 5— соответствует по шкале Раменского среднестепному увлажнению, 4— — луговостепному, 3— — сухолуговому, 2— и 2+ — свеже- и влажнолуговому и так далее до 5+, соответствующей болотному увлажнению.

Таким же образом можно установить границы шкал Элленберга (Ellenberg, 1952) и Клаппа (Klapp, 1965). Граница минимального увлажнения шкалы Элленберга (ступень 1) совпадает с таковой шкалы Хундта, но в сторону максимального увлажнения первая шкала распространяется

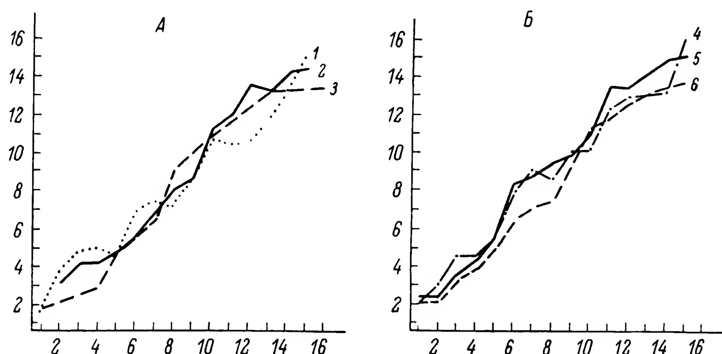


Рис. 2. Связь между ординатами медиан амплитуд одних и тех же видов по разным экологическим шкалам.

А — связь по шкалам: *1* — Хундта и Элленберга; *2* — Хундта и Клаппа; *3* — Элленберга и Клаппа. *Б* — связь по шкалам: *4* — Раменского и Элленберга; *5* — Раменского и Хундта; *6* — Раменского и Клаппа. *На осях координат* — классовые интервалы условной шкалы.

дальше, до градации 110 шкалы Раменского, захватывая прибрежно-водное увлажнение (ступень 6). Амплитуда условий, охватываемая шкалой Клаппа, несколько иная. Среди видов, приуроченных, по Клаппу, к ступени 1, преобладают растения сухих лугов, экология которых оценивается Элленбергом ступенью 2, Хундтом — ступенями 5— 4— и 5— 3—. В области высокого увлажнения граница шкалы (ступень 10) близка к границе шкалы Элленберга. Поэтому нами было принято, что начало шкалы Клаппа сдвинуто в сторону высокого увлажнения на ширину половины ступени Элленберга. Взаиморасположение границ всех сравниваемых шкал показано на рис. 1.

Приступая к сравнению оценок амплитуд видов по разным шкалам, необходимо еще решить, по каким параметрам можно сопоставить эти амплитуды. Для проведения корреляционного анализа каждая амплитуда должна быть выражена одним числом, характеризующим ее положение относительно начала шкалы. Поскольку ширина амплитуд по разным шкалам несравнима, этим числом не может быть нижняя граница («начало») амплитуд, и остается единственное решение — использовать как показатель положения середину, медиану амплитуды. Этот показатель удобен еще и тем, что с его помощью мы оцениваем оптимальные для вида условия, где его встречаемость и обилие, как правило, наиболее высоки (возможная асимметрия этого оптимума учитывается только шкалой Раменского). Нужно учитывать также, что «степень дискретности» шкал возрастает с уменьшением числа ступеней: если в шкале Раменского середины амплитуд могут занимать более 100 различных положений (в пределах 50—55 ступеней), то в шкале Хундта таких по-

ложений лишь 16 (8×2: середина амплитуды, содержащей четное число ступеней, попадает на границу между ступенями, нечетное — на середину ступени), в шкале Клаппа — 10, а в шкале Элленберга — 6. Исходя из этого, число классов при корреляционном анализе не должно превышать 16 (рис. 1).

Сравнение амплитуд видов по шкалам разных авторов производилось в следующем порядке. Сначала нужно было убедиться, что совпадают друг с другом оценки немецких авторов, данные для территории от 48° с. ш. до 52° с. ш. (Хундт — от 50 до 52° с. ш.). Корреляция их оценок оказалась высокой и прямолинейной; все коэффициенты корреляции (r) превышают +0.90 (рис. 2, *А*), а величина корреляционного отношения (η) несущественно больше r (число сравниваемых видов — от 184 до 224). Это неоспоримо свидетельствует о том, что при всей возможной субъективности (обоснованность оценок в шкале Элленберга подвергал сомнению Т. А. Работнов, 1958) и отдельных ошибках шкáлы Хундта, Элленберга и Клаппа дают в целом объективное представление об экологии видов.

Таким же образом сопоставлялись оценки амплитуд, данные Раменским, с оценками этих видов по другим шкалам. И здесь выявилось хорошее совпадение шкал: обнаружена близкая к прямолинейной тесная корреляция. Для пары шкал Раменский—Клапп $r=+0.87$, для остальных $r=+0.91$. Графическое изображение связи (рис. 2, *Б*) показывает, что в отличие от предыдущего случая все линии регрессии образуют два слабых уступа: наклон их уменьшается в средней (мезотопной) и в краевой (гидротопной) зонах; т. е. по шкале Раменского медианы амплитуд в этих зонах в среднем сдвинуты в сторону меньшего увлажнения. По характеру корреляционных полей видно, что такая закономерность особенно ярко проявляется в гидротопной зоне, причем в наибольшей степени при сравнении шкал Раменского и Клаппа. Этот сдвиг частично объясняется разным характером шкал. В то время как все амплитуды, по Клаппу, одинаково узки (равны 0.1 общей амплитуды шкалы), по шкале Раменского их ширина сильно варьирует, но даже узкие, как правило, шире ступени шкалы Клаппа. Строго говоря, Клапп дает не амплитуды видов, а зоны их эколого-фитоценотического оптимума, и поэтому их правильнее сравнивать с теми участками амплитуд шкалы Раменского, где виды достигают массового обилия, так как это позволяет учесть асимметрию амплитуд.

Однако установление связи между экологическими оценками видов разными авторами еще не дает ответа на вопрос о степени влияния региональных отличий экологии видов: связь эта не функциональная, а коррелятивная; одинаковым значениям амплитуд по одной шкале соответствует ряд значений по другой. Чтобы определить, насколько амплитуды по шкалам немецких авторов отличаются (или не отличаются) от амплитуд тех же видов по шкале Раменского, нужно установить следующее. Как часто: 1) наблюдается полное или почти полное (±1 балл) совпадение амплитуд по всем шкалам; 2) амплитуда, по Раменскому, совпадает с амплитудой по одной или двум немецким шкалам, а остальные шкалы дают существенно иные (±2—3 балла) характеристики вида; 3) амплитуды, по данным Хундта, Элленберга и Клаппа, совпадают, но существенно, на 2—4 балла, расходятся с амплитудой по Раменскому; 4) каждый автор характеризует вид по-своему, ни одна амплитуда не совпадает.[1] Из этих четырех случаев только один, третий, дает основания предполагать, что сказываются региональные отличия экологии видов.

Проведенный таким образом анализ совпадений показал, что из 212 видов, по которым есть данные не менее чем трех авторов, включая Раменского, 110 оцениваются по всем шкалам примерно одинаково, для 49 оценки расходятся за счет отклонений одной (в 19 случаях) или двух

[1] Нельзя забывать, что «несовпадение» в этих случаях условно: это несовпадение медиан амплитуд. Сами амплитуды при этом могут в большой степени накладываться друг на друга.

немецких шкал, 11 видов всеми авторами оцениваются по-разному и только в 42 случаях амплитуда по шкале Раменского существенно сдвинута по сравнению с остальными.

Можно ли при таком распределении частот говорить, что в несовпадении оценок отражается влияние района, территории, для которой составлялись шкалы? Статистически, по-видимому, этот вопрос решить нельзя. Нулевая гипотеза здесь могла бы быть сформулирована следующим образом: если число случаев, когда различия между оценками по разным шкалам не имеют закономерного характера, относится к числу случаев, когда можно предполагать влияние региональности, как 1 : 1, то влияние региональности не доказано. По нашим данным, это отношение равно 60 : 42, т. е. примерно 3 : 2 не в пользу гипотезы о выявлении региональности.

Тем не менее правдоподобно допущение, что в отдельных случаях региональные отличия в экологии видов имеют место. В 85% случаев из 42 амплитуды для ГДР и ФРГ сдвинуты в сторону большего увлажнения, т. е. виды характеризуются как более гидротопные.

Таким образом, на основании сравнения амплитуд по положению их медиан можно считать, что предполагаемые региональные различия в экологии видов при использовании экологических шкал отчетливо не выявляются. Но прежде чем делать окончательное заключение, следует выяснить, совпадает ли оценка широты, размаха амплитуд по шкалам Раменского и Хундта. Ведь вполне допустимо, что шкала Раменского, составленная для более обширного района, должна давать и более широкие амплитуды: при наложении локальных шкал небольшие несовпадения их должны привести к расширению суммарной амплитуды вида. Кроме того, при составлении местных шкал учитывается более узкая амплитуда условий, поэтому не весь экологический потенциал вида может быть выявлен.

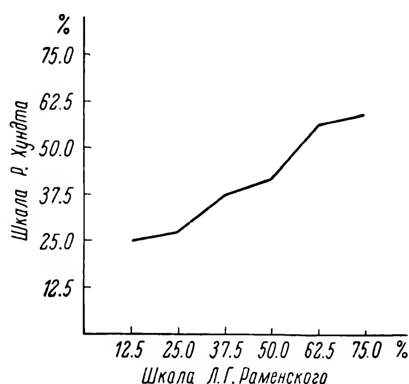


Рис. 3. Связь между оценками широты амплитуд одних и тех же видов по шкалам Раменского и Хундта (в процентах от общей амплитуды увлажнения, охватываемой шкалами).

Сравнивая широту амплитуд, нужно учитывать различие в разрешающей способности шкала. Поскольку шкала Хундта восьмибалльная, а соответствующий отрезок шкалы Раменского разбит на 63 градации, разницу между амплитудами, меньшую 1 балла шкалы Хундта (по 0.5 с каждого конца), не следует принимать во внимание. Вычисление корреляции, проведенное с соблюдением этого условия (варианты были разбиты на 7 классов с классовым интервалом в 1/8 общей амплитуды), показало наличие связи средней силы: $r=+0.57$ ($P=0.999$). На графике (рис. 3) видно, что наклон линии регрессии (связь прямолинейная) меньше 45° — широкоамплитудные по Раменскому виды в шкале Хундта имеют несколько более узкую амплитуду. Этот факт свидетельствует в пользу нашей гипотезы: в нем как будто проявляется влияние сравнительной локальности шкалы Хундта. В то же время достоверность его недостаточна, так как видов с широкой амплитудой всего 31 из 221.

Попытка проверить, соответствуют ли 26 широкоамплитудных видов шкалы Элленберга («нулевая группа») таковым по шкале Хундта (с помощью коэффициента Кэндела, по таблице $2 \times n$) показала, что полного совпадения нет, но корреляция существует ($C=0.49$).

Другая возможность выявить региональные различия в оценках заключается в сравнении экологических рядов сообществ или ассоциаций, построенных с применением разных шкал. Как уже упоминалось, ранжирование сообществ с помощью таблиц Раменского и по данным прямого изучения среды дает сходные результаты (Прижуков, 1962; Ипатов, 1964). Мы использовали для построения рядов, помимо шкалы увлажнения Раменского, также и шкалы Хундта, Элленберга и Клаппа. Луговые ассоциации, описанные в пойме р. Мсты (Самойлов, 1970), на основе их приуроченности к уровням, элементам рельефа и почвам опре-

ТАБЛИЦА 1

Ряд слабо- и умеренноаллювиальных ассоциаций поймы р. Мсты, ранжированный по увлажнению разными способами

Ассоциация	Ранги по собственным данным	По шкале Раменского		По шкале Хундта				По шкале Элленберга		По шкале Клаппа	
				1		2[1]					
		ступени	ранги	ступени	ранги	ступени	ранги	ступени	ранги	ступени	ранги
Приречнохвощово-остроосоковая	1.5	94	2.5	5+	1.5	13.2	1	4.7	1	8.6	1
Дернистоосоково-водноманниковая	1.5	96	1	5+	1.5	13.0	2.5	4.4	3.5	8.5	2
Пузырчатоосоково-остроосоковая	3	94	2.5	4+	5.5	12.2	5	4.3	5	8.1	4.5
Остроосоково-лисьеосоковая	4.5	90	5.5	4+	5.5	12.6	4	4.4	3.5	8.1	4.5
Ланцетновейниково-дернистоосоковая	4.5	92	4	4+ 5+	3	13.0	2.5	4.6	2	8.2	3
Луговолисохвостно-остроосоковая	6.5	90	5.5	4+	5.5	10.5	7	4.0	6.5	6.8	8
Остроосоково-щучковая	6.5	84	8	3+	9	10.4	8	3.8	9	6.8	8
Остроосоково-луговолисохвостная	8.5	87	7	4+	5.5	10.9	6	3.9	8	7.1	6
Дернистоосоково-таволгово-щучковая	8.5	82	9	3+	9	10.2	9	4.0	6.5	6.8	8
Луговочаево-луговолисохвостная	10.5	78	10	2+ 3+	11	9.4	11	3.6	11.5	6.7	10
Луговолисохвостно-щучковая	10.5	76	11	3+	9	10.1	10	3.7	10	6.6	11
Северноподмаренниково-таволгово-щучвая	12	74—76	12	2+	13	8.9	12.5	3.6	11.5	5.6	12
Гравилатово-манжетковая	13	72—74	13	2+	13	8.9	12.5	3.5	13	5.0	13
Гравилатово-луговоовсяницево-красноовсяницевая	14	70—72	14	2+	13	7.9	15	3.1	15	4.7	15
Гравилатово-трясунково-красноовсяницевая	15	68	15.5	2+ 2—	15	8.2	14	3.2	14	4.9	14
Шершавокульбабово-лугововаеильково-манжетковая	16	68	15.5	2—	17	7.8	16	3.0	16	4.4	16.5
Красноовсяницево-трясунковая	17.5	66	17.5	2—	17	7.4	17.5	2.8	17.5	4.3	18
Луговохвощово-трясунковая	17.5	66	17.5	2—	17	7.4	17 5	2.8	17.5	4.4	16.5
Язвенниково-трясунковая	19	60—62	19	3—	19.5	6.9	19	2.7	19	4.0	19
Трясунково-красноовсяннцево-горноклеверная	20	54—56	20	3—	19.5	6.4	20	2.2	20	3.6	20

[1] Расчет по медианам амплитуд в баллах 16-балльной шкалы.

деленного гранулометрического состава были расположены в два ряда по градиенту увлажнения. Один ряд, состоящий из 20 ассоциаций, включал ассоциации с центральнопойменным режимом аллювиальности, сообщества которых развиваются на суглинистых почвах. 25 ассоциаций прирусловья, связанные с супесчаными почвами и отложением значительных наилков, образовали второй ряд.

Затем методом ограничений была определена принадлежность каждой ассоциации к ступеням шкалы увлажнения Раменского. При этом использовались списки видов, постоянство которых в ассоциации было не ниже 50%. Среднее обилие этих видов учитывалось только в тех случаях, когда не удавалось определить ступень шкалы по одному присутствию. Ступень увлажнения шкал Элленберга и Клаппа определялась по списку видов, хотя эти шкалы допускают и использование показателей обилия (участия по массе или удельного проективного покрытия).

Ординация ассоциаций по шкале Хундта способом, рекомендованным ее автором, дала неудобные для сравнения результаты. Хундт (1964) предлагает относить сообщество (ассоциацию) к той ступени, которая захватывает амплитуды наибольшего числа видов. Применение такого способа приводит к группам из 3—8 ассоциаций, приуроченных к одинаковым целым ступеням (например, 3+, 2—), в то время как разрешающая способность остальных шкал гораздо выше: шкалы Раменского — за счет дробности градаций, шкал Элленберга и Клаппа — благодаря получению промежуточных оценок (как, например, 3.2, 3.6 или 8.8, 8.4). Поэтому с целью повышения сравнимости оценок для каждой ассоциации была рассчитана градация увлажнения как среднее из медиан амплитуд постоянных видов. Положение медиан амплитуд выражалось в той же 16-балльной шкале, по которой рассчитывалась корреляция между шкалами (рис. 1). В результате удалось расположить ассоциации по градиенту увлажнения более точно (табл. 1).

Уже из табл. 1 видно, что ранги, присвоенные ассоциациям в соответствии с их ординацией по разным шкалам, совпадают довольно точно. Для количественной оценки степени совпадения здесь может быть применен коэффициент ранговой корреляции Спирмэна:

$$r_s = 1 - \frac{6\Sigma (x_i - y_i)^2}{n(n^2 - 1)},$$

где x_i и y_i — ранги по первой и второй шкалам, n — число пар коррелируемых рангов.

Полученные коэффициенты по обоим рядам ассоциаций приведены в табл. 2 (коэффициенты для первого ряда, представленного на табл. 1, помещены в верхней половине таблицы, для второго — в нижней).

Обращает на себя внимание высокий уровень всех коэффициентов корреляции, свидетельствующий о хорошем совпадении сравниваемых экологических шкал. Однако нужно отметить, что коэффициент Спирмэна — не очень строгий показатель, и уже при величинах r_s, намного превышающих нуль, соответствие рангов может оказаться неудовлетворительным с биологической точки зрения. Так, например, даже при $r_s = 0.94$ (ряд прирусловых ассоциаций) в 2—3 случаях ранги различались более чем на 4. Тем не менее проверка, проведенная описанным способом, ясно показала, что расхождение рядов, полученных с помощью разных шкал, в целом несущественно.

Итак, предпринятая попытка сравнить экологическую шкалу Раменского с тремя шкалами, составленными для южных и центральных районов ГДР и ФРГ, которые отличаются от центра европейской части СССР по климату, набору видов, богатству почв и степени окультуренности лугов, позволяет сделать следующие выводы.

1. Экологические шкалы объективно отражают различия требований видов к увлажнению и поэтому вполне пригодны для целей фитоиндикации и ординации растительности.

ТАБЛИЦА 2

Коэффициенты корреляции рангов (r_s) ассоциаций поймы р. Мсты по градиенту увлажнения (по разным экологическим шкалам)

		Ранжированные ряды				
		по собственным данным	по шкале Раменского	по шкале Хундта	по шкале Элленберга	по шкале Клаппа
Ранжированные ряды	по собственным данным	X	0.99	0.98	0.98	0.98
	по шкале Раменского	0.98	X	0.98	0.97	0.98
	по шкале Хундта	0.97	0.98	X	0.99	0.99
	по шкале Элленберга	0.94	0.95	0.97	X	0.99
	по шкале Клаппа	0.96	0.98	0.98	0.99	X

2. Указания на неточность шкал Раменского, на необходимость использования региональных шкал в значительной мере ошибочны. Для того чтобы правильно оценить отношение к увлажнению луговых сообществ какого-либо района или участка, можно с равным успехом применить любую из проанализированных шкал. Заметные ошибки могут проявиться лишь тогда, когда нужна сравнительная оценка 3—7 видов. Но для таких случаев требуются уже специальные шкалы — дробные, с детальным изучением среды.

3. Скорее всего можно ожидать, что влияние региональности скажется на широте амплитуды: в небольшом районе амплитуда сужается и за счет уменьшения набора экотопов, и за счет преобладания местных экологических рас.

4. Введение в экологические шкалы данных о широте амплитуды видов весьма важно и для выявления региональности, и для индикации местообитаний.

5. В большинстве случаев, с которыми сталкивается геоботаник, шкала, по дробности подобная шкале Раменского, дает только мнимую точность, в то же время использование ее очень усложняется (Работнов, 1967). Нам кажется, следует отдать предпочтение шкалам с ограниченным числом градаций (для лесной и степной зон СССР — около 10), но позволяющим оценить и широту амплитуды видов. В этом наша точка зрения совпадает с высказанной Работновым (1958).

В заключение хочется отметить, что, несмотря на существование различных экологических шкал, принципы их построения разработаны недостаточно. Этот вопрос очень важен и требует еще серьезного рассмотрения — и эколого-биологического, и математического.

ЛИТЕРАТУРА

Апаля Д. К. (1971). Выделение ассоциаций по индикаторным биоэкогруппам. В сб.: Методы выделения растительных ассоциаций. — Ипатов В. С. (1964). О применении экологических таблиц для оценки типов леса. Вестн. ЛГУ, 21. — Ипатов В. С., Т. Н. Тархова. (1969). Исследования разногодичной изменчивости растительного покрова в таежном лесу. Бот. ж., 54, 12. — Миркин Б. М. (1971). «Блок-метод» выделения растительных ассоциаций. В сб.: Методы выделения растительных ассоциаций. — Ниценко А. А. (1957). Л. Г. Раменский, И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. 1956. (Рецензия). Бот. ж., 42, 7. — Ниценко А. А. (1969а). К истории формирования современных типов мелколиственных лесов Северо-Запада европейской части СССР. Бот. ж., 54, 1. — Ниценко А. А. (1969б). Об изучении экологической структуры растительного покрова. Бот. ж., 54, 7. — Прижуков Ф. Б. (1962). Опыт оценки растительности поймы р. Луги по экологическим таблицам Л. Г. Раменского. Бот. ж., 47, 1. — Работнов Т. А. (1958). К методике составления экологических шкал. Бот. ж., 43, 4. — Работнов Т. А. (1967). Х. Элленберг. Растительность Средней Европы и Альп. С иллюстрациями и картой. Э. Клапп. Луговая растительность и местообитание на примере западной, средней и южной Германии. (Рецензия). Бот. ж., 52, 1. — Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — Самойлов Ю. И. (1970). Опыт классификации лугов поймы реки Мсты. Бот. ж., 55, 10. — Ellenberg H. (1952). Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. II. Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. — Hundt R. (1964). Vegetationskundliche Verfahren zur Bestimmung der Wasserstufen im Grünland. Zeitschr. Landeskultur, 5, 2. — Hundt R. (1966). Ökologisch-geobotanische Untersuchungen an Pflanzen der Mitteleuropäischen Wiesenvegetation. — Klapp E. (1965). Grünlandvegetation und Standort nach Beispiel aus West-, Mittel- und Süddeutschland. — Petersen A. (1953). Die Gräser als Kulturpflanzen und Unkräuter auf Wiese, Weide und Acker. — Vries D. M. de, A. A. Kruijne, H. Mooi. (1957). Veelvuldigheid van graslandplanten en hun aanwijzing van milieu-eigenschappen. Jaarboek Inst. Biol. Scheik. Onderzoek v. Landbougenwassen. — Wagner H. (1955). Die Bewertung der Wasserstufen in der Bodenschätzung des Grünlandes. Bodenkultur, 8.

Биологический
научно-исследовательский институт
Ленинградского
государственного университета.

(Получено 19 V 1972).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.669.2

Д. Х. Юхананов

ОБ *ALLOCHRUSA PANICULATA* (REGEL) OVCZ. ET CZUK. SUBSP. *FERGANENSIS* JUSUP. EX JUCH.

D. H. YUKHANANOV. ON *ALLOCHRUSA PANICULATA* (REGEL) OVCZ. ET CZUK. SUBSP. *FERGANENSIS* JUSUP. EX JUCH.

К. Н. Юсупова (1958) выделила *Allochrusa paniculata* var. *ferganensis* Jusup., произрастающую в Ферганской долине, экземпляры которой отличаются от типичной *A. paniculata* (Regel) Ovcz. et Czuk. длинным густым опушением чашечки.

Эта разновидность не была обнародована Юсуповой в соответствии с Международным кодексом ботанической номенклатуры (1959 г.). Просмотренные нами многочисленные гербарные материалы *Allochrusa paniculata*, хранящиеся в главнейших ботанических учреждениях Советского Союза, показывают, что экземпляры растений, собранные из Ферганской долины, значительно отличаются от типичной *A. paniculata* длинным густым опушением всех вегетативных органов и особенно чашечки. Чашечка у этой разновидности крупная, более 4 мм длины (у *A. paniculata* не более 4 мм дл.). При составлении ареала *A. paniculata* нами выявлена четкая обособленность ареала *A. paniculata* var. *ferganensis* от ареала типичной *A. paniculata*. Разновидность в Ферганской долине произрастает в поясе разнотравной растительности. Типичная же форма, описанная А. Регелем (Regel, 1866), обитает преимущественно в степном поясе на каштановых почвах. Поскольку *A. paniculata* var. *ferganensis* обладает четким обособленным ареалом (Ферганская долина и сопредельные поднятия), целесообразно считать ее подвидом. Ниже приводится описание нового подвида.

Allochrusa paniculata (Regel) Ovcz. et Czuk. subsp. ***ferganensis*** Jusup. ex Juch. — Caulis, folia et calyces dense pubenscentes. Calyx plus quam 4 mm longa.

Typus: Uzbekistania, regio Fergana. In solis lapidosis prope Gorczakovo, 2 VI 1913, №263. D. Misjajev (LE).

Стебель, листья и чашечка густо опушенные. Чашечка более 4 мм длины.

Тип: Ферганская обл., на каменистой почве близ ж.-д. ст. Горчаково, 2 VI 1913, №263. Собр. Д. Мисяев (LE).

Основные отличительные признаки вида и подвида

Allochrusa paniculata (Regel) Ovcz. et Czuk.	*Allochrusa paniculata* (Regel) Ovcz. et Czuk. ssp. *ferganensis* Jusup. ex Juch.
Стебли и листья очень коротко шероховато-опушенные.	Стебли и листья густо опушенные.
Чашечка густо опушенная, не более 4 мм длины.	Чашечка гуще опушенная, более 4 мм длины.

Распространение

Джунгарский и Заилийский Алатау. Центральный Тянь-Шань.	Ферганская долина и прилегающие поднятия.

Высотная приуроченность

Предгорья и нижний пояс до 1000 м над ур. м.	Равнинные и предгорные территории с высотами около 800—1000 (1600) м над ур. м.

ЛИТЕРАТУРА

Юсупова К. Н. (1955). Агробиология мыльного корня и введение его в культуру. Автореф. дисс. — Юсупова К. Н. (1958). Туркестанский мыльный корень и первые опыты его культивирования. Тр. САГУ, 137. — Юхананов Д. Х. (1972). Распространение некоторых видов *Acanthophyllum* C. A. Mey. и *Allochrusa* Bge. на территории Средней Азии. Бот. ж., 57, 3. — Юхананов Д. Х., В. Б. Куваев. (1971). Систематические взаимоотношения и распространение *Acanthophyllum paniculatum* Rgl. и *A. gypsophiloides* Rgl. источников сапонинов. Растит. ресурсы, 3. — Regel A. (1866). Enumeratio plantarum in regionibus Cis- et Transiliensibus a. cl. Semenovio anno 1837 collectarum. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscr., XXXIX, 2.

Всесоюзный
научно-исследовательский институт
лекарственных растений,
Московская обл.

(Получено 27 VI 1972).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.524.4 : 552.578.4 (575.4)

Г. С. Каленов

ОЧЕРК РАСТИТЕЛЬНОСТИ МЕШЕДСКОГО ПЕСЧАНОГО МАССИВА

С 1 рисунком

H. S. KALENOV. AN ESSAY OF THE MESHEDSK SAND MASSIF VEGETATION

На юго-западе Туркмении расположен массив Мешедских песков, которые являются продуктом переработки дельтовых отложений р. Атрек. На фоне систематического разнообразия травяного покрова Мешедских песков отмечается крайняя бедность видового состава кустарников, насчитывающих всего три вида (*Salsola richteri*, *Calligonum setosum*, *C. microcarpum*), полукустарников (*Astragalus ammodendron*) и полукустарничков (*Convolvulus korolkovii*). Однако незначительное количество указанных форм компенсируется их высокой численностью на единицу площади.

Исключительно бедный видовой состав кустарников и полукустарников в Мешедских песках, присутствие среди них своеобразных экологических типов (низкорослость), по-видимому, объясняется особенностью песчаного субстрата этого массива, характеризующегося тонким пылеватым составом и наличием уплотненного с поверхности слоя в виде песчано-суглинистой корки.

На юго-западе Туркмении вблизи отрогов Копетдага расположен весьма своеобразный массив Мешедских песков, протянувшийся с севера на юг на 50 км и с запада на восток на 20—25 км. Существуют различные взгляды на происхождение Мешедских песков (Федоров, 1957; Богданова, 1963; Дурдыев, 1969). Обстоятельные исследования, проведенные Н. М. Богдановой и Х. Дурдыевым, подтвердили точку зрения Б. А Федоровича (1952) о дельтовом происхождении Мешедского массива. Установлено, что Мешедские пески являются продуктом переработки дельтовых отложений р. Атрек, мощность которых составляет от 25 до 350 м (Дурдыев, 1969). Отмечается своеобразие механического и минералогического состава этих песков, которое позволяет отнести их к Туркмено-Хорасано-Атрекской минералогической провинции (Федорович, 1952). В облике ландшафтов указанного массива, особенно в восточной его половине, обращает внимание развитие овражной сети. Фактор весьма примечательный, поскольку в других песчаных пустынях Туркмении, включая Каракумы, образование овражной сети не наблюдается. В хвалынское время западная часть Мешедских песков заливалась водами Каспия, поэтому эоловый рельеф здесь значительно моложе и отличается меньшей расчлененностью по сравнению с остальной континентальной толщей. Основными формами рельефа Мешедских песков являются крупные с асимметричными склонами гряды, преимущественно меридионального направления. Геоморфологи по генезису и характеру рельефа подразделяют Мешедские пески на три части: западную, центральную и восточную. При характеристике растительности этого региона мы в некоторой степени будем придерживаться этих подразделений, поскольку

в соответствии с ними наблюдается определенная смена растительных сообществ.

В настоящее время большая часть поверхности песков Мешедского массива довольно сильно заросла растительностью. Лишь западная кромка песков вблизи населенных пунктов разбита, и здесь наблюдаются участки барханных образований. Хорошему зарастанию Мешедских песков способствуют относительно благоприятные климатические условия в этом районе. По данным Н. Я. Мягкова (1961), массив Мешедских песков расположен в субтропическом районе. Средняя годовая температура воздуха этого района составляет 16.3°. Средняя температура самого холодного месяца (января) равна 4.3°, а самого теплого (августа) — 28°. Абсолютный максимум температуры 47°, абсолютный минимум — 23°. Продолжительность безморозного периода в среднем 236 дней. Из общей годовой суммы осадков 236 мм в холодный период выпадает 143 мм, а в теплый 93 мм.

Растительный покров Мешедского песчаного массива до сих пор в литературе освещен слабо. Отрывочные сведения о растительности этих песков содержатся в немногих работах (Прозоровский, 1940; Родин, 1963). А. В. Прозоровский (1940) в южной части Прикаспийской низменности выделяет Атрекский округ, относимый им к Иранской провинции. Он отмечает, что для песков здесь характерно почти полное отсутствие саксаула и полыней. Из кустарников обычны *Ephedra strobilacea* Bunge, *Salsola richteri* Kar., *Salsola arbuscula* Pall., некоторые виды жузгунов из рода *Calligonum*; из трав — *Carex physodes* M. B., *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach, *Bromus tectorum* L.

Северную границу Атрекского округа А. В. Прозоровский проводит несколько севернее 30° с. ш., примерно по линии, проходящей через группу колодцев Бугдайли, где расположены песчаные массивы другого генезиса. Установлено, что пески в окрестностях колодцев Бугдайли образовались в результате эоловой переработки переотложенных Хвалынским морем аллювиальных толщ пра-Амударьи (Дурдыев, 1969). Прозоровский характеризует растительность песков этого района в общем, не увязывая некоторые ее региональные особенности с генетическими разновидностями субстрата.

При рассмотрении растительного покрова Мешедских песков прежде всего обращает на себя внимание чрезвычайная бедность видового состава кустарников и полукустарников. Нами отмечено всего лишь три вида кустарников: солянка Рихтера, *Calligonum setosum* Litv. и *C. microcarpum* Borszcz. Преобладающая высота перечисленных видов кустарников редко превышает 1—1.5 м. Однако обилие их, особенно солянки Рихтера, весьма значительное.

Из полукустарников здесь можно отметить *Astragalus ammodendron* Bunge, встречающийся также в значительном обилии. Общее проективное покрытие названными растениями нередко достигает 12—15%. Они и создают основной фон растительного покрова западной части Мешедского массива.

Травяной ярус в западной и центральной частях Мешедских песков образован главным образом осокой вздутой и разнообразными эфемерами. Из последних можно назвать *Eremopyrum buonapartis* (Spreng.) Nevski, *Bromus tectorum*, *Koelpinia linearis* Pall., *Lappula semiglabra* (Ledeb.) Guerke, *Senecio subdentatus* Ledeb., *Scabiosa olivieri* Coult. и др. Выявить все разнообразие эфемеров не представлялось возможным в виду исключительно засушливого 1971 года и осеннего посещения района Мешедских песков.

Из многолетних трав встречаются *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. и *A. pennata* Trin., приуроченные преимущественно к обарханенным и полузакрепленным вершинам гряд и бугров.

Как уже указывалось, наиболее широко распространенным кустарником в Мешедских песках является солянка Рихтера, численность которой в наиболее благоприятных условиях произрастания составляет

от 400 до 1000 экземпляров на одном гектаре. Высота кустов этого растения колеблется от 0.5 до 0.8 м при диаметре кроны около 1 м. Численность солянки Рихтера на местности изменяется в зависимости от элементов рельефа. Наибольшее обилие ее наблюдается на плоских вершинах гряд, на их пологих склонах, а также на полого-волнистых участках.

Низкорослая, шарообразная форма солянки Рихтера весьма характерна для песков Мешедского массива. Произрастание здесь этой экологической формы, по-видимому, обусловлено своеобразием песчаного субстрата, отличающегося высоким содержанием илистых частиц. Подобные экологические формы солянки Рихтера наблюдаются в ряде других пустынных районов Туркмении, главным образом на участках с легкосуглинистыми почвами, например на подгорной равнине Копетдага, в Обручевской степи.

Являясь ландшафтообразующим растением в западной части Мешедских песков, солянка Рихтера обычно выступает в роли эдификатора в наиболее часто встречающейся здесь ассоциации Salsola richteri+Calligonum setosum—Astragalus ammodendron—Carex physodes (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Ассоциация Salsola richteri+Calligonum setosum—Astragalus ammodendron—Carex physodes (1 X 1971)

Вид	Фенофаза	Высота (в см)	Диаметр куста (в см)	Проективное покрытие (в %)	Обилие, по Друде
Salsola richteri	Плодоношение	50	100	7	$sp._3$
Calligonum setosum	Конец вегетации	100	100	2	$sp._2$
C. microcarpum	То же	150	50	< 1	sol.
Astragalus ammodendron	» »	100	50	2	$sp._2$
Convolvulus korolkovii	» »	30	30	1	$sp._1$
Carex physodes	Отмирание	—	—	20	$cop._{1-2}$
Scabiosa olivieri	»	—	—	—	sol.—$sp._1$
Eremopyrum buonapartis	»	—	—	—	sol.
Tulipa sogdiana	»	8	—	—	$sp._1$
Ceratocephalus falcatus	»	3	—	—	$sp._1$
Malcolmia grandiflora	»	20	—	—	sol.
Hypecoum parviflorum	»	7	—	—	sol.
Nonea picta	»	7	—	—	sol.
Amberboa turanica	»	—	—	—	sol.
Allium sp.	»	—	—	—	sol.

В качестае сопутствующего вида в сообществах солянки Рихтера следует назвать жузгун щетинистый. В западной части Мешедских песков найдется мало участков, где можно было бы выделить группировки с господством жузгуна щетинистого. Более заметную роль в строении фитоценозов этот кустарник играет в центральной части Мешедского массива, где солянка Рихтера постепенно теряет свое доминирующее значение. Однако здесь сообщества жузгуна щетинистого не занимают обширных пространств, а произрастают лишь небольшими куртинами на вершинах крупных гряд и холмов, где имеется более легкий песчаный субстрат. В этих условиях местообитания выделяется ассоциация Calligonum setosum—Astragalus ammodendron—Carex physodes часто при участии *Convolvulus korolkovii* Regel et Schmalh.

Другой вид жузгуна *Calligonum microcarpum* в Мешедских песках встречается значительно реже, поскольку его экологическая ниша ограничена главным образом полузакрепленными и слабозакрепленными вершинами гряд и бугров. На одном гектаре обычно насчитывается не более 150—200 экземпляров этого кустарника. В качестве эдификатора жузгун мелкоплодный входит в состав ассоциации Calligonum microcarpum—Aristida pennata (табл. 2). На более мощных подвижных песках, особенно

ТАБЛИЦА 2

Ассоциация Calligonum microcarpum—Aristida pennata (3 X 1971)

Вид	Фенофаза	Высота (в см)	Диаметр куста (в см)	Проективное покрытие (в %)	Обилие, по Друде
Calligonum microcarpum	Конец вегетации	150	100	< 1	$sp._1$
C. setosum	То же	100	150	< 1	sol.—$sp._1$
Salsola richteri	Плодоношение	100	100	< 1	sol.—$sp._1$
Astragalus ammodendron	То же	70	40	< 1	sol.
Convolvulus korolkovii	Конец вегетации	30	30	< 1	$sp._2$
Aristida pennata	То же	40	40	< 1	$sp._2$
A. karelinii	» »	100	50	< 1	sol.
Carex physodes	Отмирание	100	50	< 1	sol.
Salsola pellucida	»	—	—	—	sol.
Agriophyllum latifolium	»	30	30	—	sol.
Koelpinia linearis	»	—	—	—	sol.
Horaninowia ulicina	»	15	—	—	sol.
Eremopyrum orientale	»	—	—	—	sol.
Bromus tectorum	»	7	—	—	sol.
Senecio subdentatus	»	5	—	—	sol.
Chamaesphacos ilicifolius	»	10	—	—	sol.
Lappula semiglabra	»	7	—	—	sol.
Corispermum papillosum	»	15	—	—	sol.
Euphorbia cheirolepis	»	40	—	—	sol.

на вершинах крупных гряд, в указанном сообществе *Aristida pennata* уступает место *A. karelinii*.

Во время посещения Мешедских песков в начале октября 1971 г. нам довелось наблюдать необычное для этого времени года явление — цветение и плодообразование у жузгуна мелкоплодного. Цвело и плодоносило при интенсивном отрастании генеративных побегов от 2 до 5% всех встреченных экземпляров этого вида. У жузгуна щетинистого такого явления не наблюдалось. Прохождение весенних циклов развития у жузгуна мелкоплодного в осеннее время, возможно, связано в какой-то мере с исключительной засушливостью зимне-весеннего периода 1971 г.

Произрастание в Мешедских песках только двух указанных видов жузгунов из многочисленных представителей рода *Calligonum* лишний раз подчеркивает своеобразие песчаного субстрата этого массива. При этом встречающиеся здесь жузгуны щетинистый и мелкоплодный отличаются исключительно широким экологическим диапазоном. Этим, по-видимому, объясняется их повсеместное произрастание в песчаных пустынях не только Туркмении, но и Средней Азии вообще.

Из полукустарников в Мешедских песках преобладает астрагал древообразный, который по своему обилию может быть отнесен к фоновому растению. Наиболее благоприятными условиями местообитания этого полукустарника следует считать пологоволнистые формы рельефа. На крутых склонах и особенно в межгрядовых понижениях обилие астрагала древообразного резко сокращается. По нашим наблюдениям, *Astragalus ammodendron* по сравнению с солянкой Рихтера и жузгуном щетинистым лучше выносит слегка засоленные участки песков, изредка встречающиеся в Мешедском массиве. В этих условиях из сопутствующих астрагалу древообразному видов можно назвать вьюнок Королькова и мортук Бонапарта. Осока вздутая на слегка засоленных песках не встречается. Здесь выделяется ассоциация Astragalus ammodendron—Convolvulus korolkovii — Eremopyrum buonapartis (табл. 3).

В восточной половине Мешедских песков, где преобладают крупные гряды с широкими долинообразными межгрядовыми понижениями, господствует в основном травяной тип растительности. Только на вершинах крупных гряд, как уже указывалось выше, можно наблюдать сообщества, образованные жузгуном щетинистым. Полностью кустарники исчезают

ТАБЛИЦА 3

Ассоциация Astragalus ammodendron+Convolvulus korolkovii—Eremopyrum buonapartis (3 X 1971)

Вид	Фенофаза	Высота (в см)	Диаметр куста (в см)	Проективное покрытие (в %)	Обилие, по Друде
Salsola richteri	Плодоношение	30	50	<1	sol.
Calligonum setosum	Конец вегетации	100	100	<1	sol.
Astragalus ammodendron	То же	80	70	7	$sp._3$
Convolvulus korolkovii	» »	40	40	4	$sp._3$—$cop._4$
Eremopyrum buonapartis	Отмирание	—	—	—	$sp._{1-2}$
Bromus tectorum	»	—	—	—	sol.
Salsola pellucida	»	30	—	—	sol.
Salsola sp.	Вегетация	15	—	—	sol.

на самой восточной окраине Мешедских песков, в пределах их контакта с Прикопетдагской подгорной равниной. В годы, благоприятные по условиям увлажнения, эта часть Мешедского массива превращается в сплошной зеленый ковер. Однако в засушливые годы эти места становятся крайне неприглядными в виду слабого отрастания трав, которые почти не прикрывают белесовато-серую поверхность почвы. К широко распространенным растениям в этом районе Мешедских песков можно отнести мортук Бонапарта, мортук восточный, *Salsola sclerantha* С. А. Мey. и ряд других, преимущественно сочных однолетних солянок. На отдельных участках произрастает и *Carex pachystylis* Gay, *Poa bulbosa* L. Здесь же встречается своеобразный экологический тип *Astragalus ammodendron*, отличающийся карликовым ростом, не превышающим высоты 15—20 см. Значительное участие в строении растительного покрова однолетних солянок, присутствие низкорослых форм астрагала древообразного говорит о том, что почвы здесь более засоленные. На изменение субстрата в этой части Мешедских песков в сторону его утяжеления и засоления указывает также отсутствие осоки вздутой, весьма обычной в западной и отчасти в центральной частях массива.

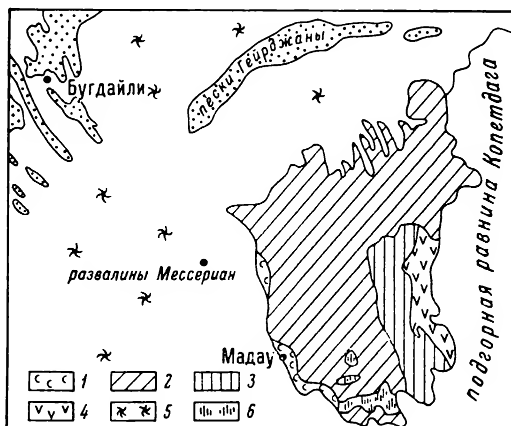
Таким образом, в Мешедских песках в широтном направлении наблюдается определенная смена растительных сообществ. Наиболее разнообразная и густая растительность произрастает в их западной части, за исключением обарханенной кромки песков на границе с Мессерианской глинистой равниной.

Как уже указывалось, западная часть Мешедского песчаного массива была переотложена водами Хвалынского моря. Эти переотложенные пески Н. М. Богданова (1960) выделяет под названием арпинская свита, в отличие от песков мешедской свиты, которые никогда не заливались водами Каспия. Граница этих двух свит в рельефе выражена весьма четко. Заметных же изменений в составе и строении растительных группировок, встречающихся на песках арпинской свиты и на песках мешедской свиты, в зоне их контакта не наблюдается. Этот факт свидетельствует о том, что часть Мешедских песков, переотложенных водами Хвалынского моря, сохранила свои лесорастительные условия такими же, какими они были до трансгрессии. Для сравнения укажем, что аналогичное малозаметное влияние на современные условия существования растительности оказала хвалынская трансгрессия в западной части низменных Каракумов, где водами Хвалынского моря заливались в основном аллювиальные отложения пра-Амударьи. Растительный покров, развитый на песчаных отложениях каракумской толщи, практически ничем не отличается от растительности каракумских отложений, испытавших воздействие вод Хвалынского моря.

Таким образом, трансгрессии Каспия в хвалынское время не оказали сколько-нибудь заметного влияния на современные условия существо-

вания растительности в указанных выше районах. Возможно, это объясняется краткостью трансгрессивных периодов и слабой минерализацией вод Хвалынского моря. Установлено, что для замкнутых морей типа Каспия причиной колебания уровня воды служит уменьшение или увеличение стока воды в реках, впадающих в этот бассейн (Наливкин, 1955). Увеличение речного стока вызывает повышение уровня воды и наступление ее на сушу при одновременном снижении засоленности.

Как уже указывалось, в Мешедских песках изменение в составе и строении фитоценозов происходит главным образом в широтном направлении. Преобладающая в западной части массива кустарниковая растительность в центральной и особенно в восточной частях постепенно сменяется травяными сообществами (см. рисунок). Эта смена обусловлена преимущественно изменением субстрата, который в восточном направлении становится более плотным и засоленным. Например, на юго-востоке Мешедского массива Богданова (1963) выделяет на некоторых участках толщи неслоистой мешедской свиты, пески которой отличаются большей плотностью по сравнению с песками косослоистой мешедской свиты. Эти участки характеризуются более интенсивным развитием овражной сети и отсутствием кустарниковой растительности. Скорее всего, выделенные неслоистые толщи мешедской свиты представляют собой аллювиально-пролювиальные отложения, роль которых в формировании рельефа восточной части массива весьма существенна (Дурдыев, 1969). Указанные ландшафтные признаки (более густая овражная сеть и отсутствие кустарников) могут быть использованы в этом районе Мешедских песков для уточнения границ распространения неслоистых, более плотных песчаных толщ.



Карта-схема растительности Мешедского песчаного массива.

1 — *Calligonum microcarpum* и *Aristida karelinii* на обарханенных песках; *2* — *Calligonum microcarpum* и *Aristida pennata* на вершинах крупных гряд, *Salsola richteri*, *Calligonum setosum*, *Astragalus ammodendron* и *Carex physodes* на пологоволнистых песках; *3* — *Calligonum setosum*, *Astragalus ammodendron*, *Convolvulus korolkovii* и *Carex physodes* на вершинах крупных гряд, *Carex pachystilis*, *Poa bulbosa*, *Eremopyrum buonapartis* и *Salsola sclerantha* на склонах гряд и в межгрядовых понижениях; *4* — *Carex pachystilis*, *Poa bulbosa*, *Eremopyrum buonapartis* и *Salsola sclerantha* на грядово-холмистых песках; *5* — такыры; *6* — солончаки.

В связи с особенностью песчаного субстрата Мешедского массива (тонкозернистость, наличие с поверхности уплотненной песчано-глинистой корки, состоящей из очень тонких прослоек песчано-алевритового и глинистого материала) здесь наблюдается несколько своеобразный флористический состав растительных сообществ. Прежде всего обращает внимание необычная скудость видового состава кустарников и полукустарников. В пределах массива не произрастают такие широко распространенные в песках Средней Азии кустарники, как белый саксаул, черный саксаул, хвойник шишконосный, *Ammodendron conollyi* Bunge. Поражает полное отсутствие каких-либо видов полыней. Пожалуй, это единственный песчаный массив в среднеазиатских пустынях, где нет представителей рода *Artemisia*.

Несомненный интерес вызывает вопрос о том, произрастал ли в Мешедских песках белый саксаул. Известно, что в некоторых пустынных районах этот кустарник совершенно вырублен. Об этом свидетельствуют сохранившиеся кое-где остатки белого саксаула в виде порослей. Если же

их нет, то о былом наличии этого кустарника можно судить по генетической однородности территории, когда на каком-то ее участке еще сохранились сообщества белого саксаула. В настоящее время нет признаков, указывающих на произрастание в Мешедских песках белого саксаула. По-видимому, основным фактором, препятствующим произрастанию здесь этого кустарника, является своеобразие почвенно-грунтовых условий, о которых упоминалось выше. Скорее всего тонкозернистые, уплотненные пески Мешедского массива допускают произрастание черного саксаула, но значительная глубина до грунтовых вод исключает эту возможность.

Рассматривая происхождение Мешедских песков, Богданова (1960) высказала предположение, что ряд останцов (Кююки, Агачарват), расположенных южнее Мешедского массива, единого с ним происхождения и возраста. В пользу такого предположения говорит сходство этих отложений по фауне, механическому и минералогическому составу. В связи с этим указывается, что Мешедский массив и названные останцы представляют собой остатки когда-то единой поверхности, образовавшейся в дохвалынское время и впоследствии размытой. Поэтому на их поверхностях следовало бы ожидать распространения весьма близких как по составу, так и строению растительных сообществ. Однако сопоставление растительности Мешедских песков с растительностью останцовых возвышенностей показывает существенную между ними разницу. Если ландшафтнообразующими растениями западной части Мешедского массива являются солянка Рихтера, жузгун щетинистый, астрагал древообразный, осока вздутая, то большая часть останцовых возвышенностей, в том числе самая крупная по площади возвышенность Кююки, заняты мятликово-эфемеровой растительностью (Нардина, 1954). Из эфемеров на останцах наиболее характерными являются *Leptaleum filifolium* (Willd.) DC., *Alyssum desertorum* Stapf, *Plantago loeflingii* L., *Koelpinia linearis* Pall. Указанные особенности растительности Мешедских песков, отличающие ее от растительных сообществ останцовых возвышенностей, по всей вероятности, объясняются тем, что верхняя толща некоторых останцов (в отличие от Мешедских отложений) в послехвалынское время была дополнительно переотложена водными потоками р. Атрек (Дурдыев, 1969).

Приведенный краткий анализ растительности Мешедского песчаного массива позволяет охарактеризовать ее как весьма своеобразную с точки зрения видового состава встречающихся здесь растительных сообществ, хотя каких-либо оригинальных эндемичных или реликтовых форм в пределах массива нами не обнаружено.

Обращает на себя внимание крайняя бедность видового состава кустарников, насчитывающих всего три вида (*Salsola richteri*, *Calligonum setosum*, *C. microcarpum*), полукустарников (*Astragalus ammodendron*) и полукустарничков (*Convolvulus korolkovii*), произрастающих в Мешедских песках. Однако незначительное количество видов указанных жизненных форм компенсируется их высокой численностью на единицу площади.

В Мешедских песках систематически более разнообразен травяной покров. Многолетние травы представлены главным образом триостницами (*Aristida pennata*, *A. karelinii*) и эфемероидом *Carex physodes*. Весьма многочисленна группа эфемеров.

В настоящее время песчаная поверхность массива в основном закреплена растительностью. Барханные пески встречаются только на его западной окраине вблизи населенных пунктов и на отдельных вершинах крупных гряд и бугров.

В западной половине Мешедских песков преобладает кустарниковая растительность, где основным эдификатором является *Salsola richteri*, а в восточной — различные виды трав, среди которых господствуют эфемеры и однолетние солянки.

Исключительно бедный видовой состав кустарников и полукустарников в Мешедских песках, присутствие среди них своеобразных эколо-

гических типов, по-видимому, объясняются особенностью песчаного субстрата этого массива, характеризующегося тонким пылеватым составом и наличием на поверхности уплотненного слоя в виде песчано-суглинистой корки.

ЛИТЕРАТУРА

Богданова Н. М. (1960). О происхождении и возрасте Мешедского песчаного массива в Юго-Западной Туркмении. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 80. — Богданова Н. М. (1963). О происхождении и возрасте Мешедского песчаного массива в Юго-Западной Туркмении. В сб.: Происхождение песчаного рельефа и лёсса. — Дурдыев Х. (1969). Структурный анализ и история развития рельефа южной части Западно-Туркменской низменности. Канд. дисс. Инст. геол. Туркм. ССР, Ашхабад. — Мягков Н. Я. (1961). Агроклиматические особенности Туркменской ССР. Агроклиматический справочник по Туркменской ССР. — Наливкин Д. В. (1955). Учение о фациях, 2. — Нардина Н. С. (1954). Очерки растительности нижнего течения Атрека. Тр. Инст. биол. АН Туркм. ССР, 2. — Прозоровский А. В. (1940). Полупустыни и пустыни СССР. В кн.: Растительность СССР, 2. — Родин Л. Е. (1963). Растительность пустынь Западной Туркмении. — Федоров П. В. (1957). Стратиграфия четвертичных отложений и история развития Каспийского моря. — Федорович Б. А. (1952). Пески пустынь, их происхождение, развитие рельефа и вопросы освоения. Докт. дисс. Инст. геогр. АН СССР, М.

Институт пустынь,
Ашхабад.

(Получено 30 V 1972).

УДК 531.552 : 576.16 : 581.526.45 (571.66)

Б. И. Сёмкин, К. Д. Степанова, М. А. Щербова

ВЛИЯНИЕ СКАШИВАНИЯ НА ВИДОВУЮ СТРУКТУРУ КРУПНОТРАВНОГО СООБЩЕСТВА НА КАМЧАТКЕ

B. I. SYOMKIN, K. D. STEPANOVA AND M. A. SHCHERBOVA.
THE EFFECT OF MOWING ON THE SPECIFIC STRUCTURE OF HIGH-GRASS COMMUNITY IN KAMCHATKA

Исследовались сезонные и годичные изменения видового разнообразия высокотравного сообщества на Камчатке. Установлено, что в сложившемся травянистом сообществе при естественном его развитии видовое разнообразие изменяется в течение сезона в одном и том же направлении каждый год. Численные значения разнообразия в одно время сезона каждого года были близкими. Ежегодное скашивание высокотравья приводит к его деградации. После одногодичного скашивания видовое разнообразие начинает восстанавливаться до прежнего уровня.

Видовое разнообразие расчитывали по формулам:

$$H = \sum_{i=1}^{n} p_i \log_2 p_i; \; E = \left(1 - \frac{H}{H_{\max}}\right) \cdot 100\%; \; \lambda = \sqrt{\sum_{i=1}^{n} p_i^2} \cdot 100\%,$$

где $p_i = \frac{m_i}{\sum_{i=1}^{n} m_i}$ — (m_i — биомасса особей i-го вида),

$$\sum_{i=1}^{n} p_i = 1, \; H_{\max} = \log_2 n.$$

Все приведенные индексы разнообразия однотипно отражали видовую структуру сообщества. Результаты так же существенно не зависели от того, производился ли расчет p_i по сырому весу или по абсолютно сухому весу.

В работе предложен коэффициент сходства серии состояний сообщества:

$$К_{\omega}=\frac{2\sum\limits_{j>i=1}^{\omega}(\vec{P}_i\cdot\vec{P}_j)}{(\omega-1)\sum\limits_{i=1}^{\omega}(\vec{P}_i\cdot\vec{P}_j)},$$

где $(\vec{P}_i\cdot\vec{P}_j)$ — скалярное произведение векторов; $\vec{P}_i=\{p_{i1},\ \ldots,\ p_{in}\}$, $\vec{P}_j=$ $=\{p_{j1},\ \ldots,\ p_{jn}\}$, $i,\ j=1,\ \ldots,\ \omega$; ω — число сравниваемых состояний.

В настоящее время достаточно хорошо изучены сезонные и разногодичные качественные изменения фитоценозов (Шенников, 1964). Однако сведений об изменении количественных показателей, характеризующих структуру сообщества, еще очень мало. Следует различать пространственную и видовую структуру сообществ (Гиляров, 1967).

Нами рассматриваются изменения в видовой структуре сообщества, происходящие как при естественном его развитии, так и при воздействии на него скашивания. Видовую структуру сообщества можно характеризовать индексами видового разнообразия (Паттен, 1966; Pielou, 1966; Гиляров, 1969; Фрей, Рятсен, 1969). В зависимости от характера биологических объектов и их распределения в совокупностях предлагались разные индексы разнообразия. Содержательную сводку различных формул для вычисления индексов разнообразия можно найти в работах ряда авторов (Margalef, 1958; Гиляров, 1967; Pielou, 1969; Фрей, 1970).

В последнее время все чаще используется в биоценологии и экологии индекс разнообразия, заимствованный из теории информации

$$H=\sum_{i=1}^{n}p_i\log_2 p_i,\quad \left(\sum_{i=1}^{n}p_i=1,\ p_i\geqslant 0\right).$$

В экологических задачах принимается, что n — число видов, $p_i=n_i/N$ — доля i-го вида в выборке, N — общая численность и n_i — численность i-го вида в выборке.

Некоторые исследователи (Wilhm, 1968; Гиляров, 1969а) рекомендуют вычислять индексы разнообразия, используя биомассу особей каждого вида, а не их количество. В этом случае $p_i=m_i/M$, где m_i — биомасса особей i-го вида, а M — биомасса особей всего сообщества. Вычисления индексов разнообразия и коэффициентов сходства мы также проводили с учетом фитомассы растений каждого вида.

В работе используются два индекса однородности:

$$E=\left(1-\frac{H}{H_{\max}}\right)\cdot 100\%;\quad \lambda=\sqrt{\sum_{i=1}^{n}p_i^2}\cdot 100\%,$$

где $H_{\max}=\log_2 n$.

Первый индекс использовался в биоценологии рядом исследователей (Соловьев, 1966; Kohn, 1968; Фрей, 1970). Второй индекс тесно связан с индексами Симпсона (Simpson, 1949) и Мак-Интоша (McIntosh, 1967) и выражается через:

$$\lambda=\sqrt{\alpha}=n\beta,$$

где α — индекс разнообразия Симпсона, β — индекс разнообразия Мак-Интоша.

Геометрическая интерпретация λ-индекса рассмотрена в работе одного из авторов настоящей статьи (Сёмкин, 1971).

Значения индексов E и λ лежат в интервалах

$$0\leqslant E\leqslant 100\ \text{и}\ 100/\sqrt{n}\leqslant\lambda\leqslant 100.$$

Если сообщество состоит из особей только одного вида, то $E=\lambda=100\%$. Индексы однородности принимают минимальное значение при максимальном разнообразии сообщества.

Нами еще используется коэффициент сходства серии состояний сообщества. Состояние сообщества будем характеризовать вектором $\vec{P}\{p_1, \ldots, p_n\}$. В n-мерном пространстве состояние можно изобразить точкой $p\ (p_1 \ldots, p_n)$, расположенной в гиперплоскости $p_1+p_2+\ldots+p_{n-1}+p_n=1$. Сходство серии состояний $\vec{P}_1, \ldots, \vec{P}_\omega$ можно найти по формуле

$$К_\omega = \frac{2\sum\limits_{j>i=1}^{n} (\vec{P}_i \cdot \vec{P}_j)}{(\omega-1)\sum\limits_{i=1}^{n} (\vec{P}_i \cdot \vec{P}_j)},$$

где $(\vec{P}_i \cdot \vec{P}_j)$ — скалярное произведение двух векторов. Если известны координаты векторов $\vec{P}_i=\{p_{i1}, \ldots, p_{in}\}$ и $\vec{P}_j=\{p_{j1}, \ldots, p_{jn}\}$, то $(\vec{P}_i \cdot \vec{P}_j)=$ $=p_{i1}\cdot p_{j1}+\ldots+p_{in}\cdot p_{jn}$.

Значения коэффициента $К_\omega$ лежат в интервале $0 \leqslant К_\omega \leqslant 1$, причем $К_\omega=1$, когда все векторы $\vec{P}_i$ равны между собой, и $К_\omega=0$, когда векторы взаимно перпендикулярны между собой, т. е. имеют вид $\vec{P}_1=$ $=\{1.0, \ldots, 0.0\}$, $\vec{P}_2=\{0.1, \ldots, 0.0\}, \ldots, \vec{P}_{\omega-1}=\{0.0, \ldots, 1.0\}$, $\vec{P}_\omega=$ $=\{0.0, \ldots, 0.1\}$. Нам придется вычислять коэффициент сходства для серий трех состояний. Обозначая их соответственно $\vec{P}_1=\{p_{11}, p_{12}, p_{13}, p_{14}\}$, $\vec{P}_2=\{p_{21}, p_{22}, p_{23}, p_{24}\}$, $\vec{P}_3=\{p_{31}, p_{32}, p_{33}, p_{34}\}$, получим:

$$К_3 = \frac{(p_{11}p_{21}+p_{12}p_{22}+p_{13}p_{23}+p_{14}p_{24})+(p_{11}p_{31}+p_{12}p_{32}+p_{13}p_{33}+p_{14}p_{34})+}{(p_{11}^2+p_{12}^2+p_{13}^2+p_{14}^2)+(p_{21}^2+p_{22}^2+p_{23}^2+p_{24}^2)+} \times$$
$$\times \frac{(p_{21}p_{31}+p_{22}p_{32}+p_{23}p_{33}+p_{24}p_{34})}{+(p_{31}^2+p_{32}^2+p_{33}^2+p_{34}^2)}.$$

Методика

Исследования проводились в течение трех лет (1966—1968 гг.) на стационаре, расположенном в Камчатской области на территории сельскохозяйственной опытной станции в Елизовском районе. Объектом исследования было высокотравье, расположенное в пойме горного ручья и приуроченное к чозениево-ольховому разреженному до полноты 0.3 древостою. Травостой состоит из лабазника камчатского (шеломайника) *Filipendula kamtschatica* (Pall.) Maxim., крестовника коноплеволистного *Senecio cannabifolius* Less., борщевика сладкого *Heracleum dulce* Fisch., купыря похожего *Anthriscus aemula* (Woronow) Schischk.; одноярусный травостой обычно образован одним видом растений с незначительной примесью других. Доминирующим видом является *Filipendula kamtschatica*. В сообществе обычны ранневесенние синузии эфемероидов.[1]

В результате трехлетних фенологических наблюдений установлено, что цветение эфемероидов и отрастание основных компонентов высокотравья зависят от времени освобождения участков от снега. Массовое цветение эфемероидов в основном наблюдается в первой декаде июня, затем наступает резкий его спад. В это время начинается интенсивный рост основных компонентов высокотравья.

Наибольшей высоты достигает крестовник (203—256 см), затем шеломайник (165—240 см) и борщевик (164—229 см). Все рассматриваемые виды в первой декаде августа прекращают свой рост.

[1] Названия растений — латинские и русские — приводятся по работе В. Н. Ворошилова «Флора Советского Дальнего Востока» (1966).

Исследование видовой структуры высокотравного сообщества проводили на пробных площадках в 100 м². Каждый год 16 VI, 6 VII и 19 VII проводился учет фитомассы каждого вида на пробной площади. Для этого измеряли высоту всех растений. По средней высоте выбирали 6—10 растений каждого вида. Определяли сырой и абсолютно сухой вес этих растений и производили пересчет на всю пробную площадь. При учете 19 VII каждого года скашивали все растения. Результаты приведенного выше расчета средней фитомассы каждого вида и прямого учета путем скашивания всех растений были близкими.

Исследования влияния скашивания на видовую структуру высокотравного сообщества проводились по следующей схеме. Осенью 1966 г. (19 VII) на пробной площади в 100 м² все растения пересчитывали, срезали, затем взвешивали в сыром и абсолютно сухом состояниях. Срезанные растения с пробной площади удаляли, вследствие чего в следующем году она лишалась большого количества органической массы. В 1967 г. наблюдения проводились параллельно на двух участках: с нетронутым травостоем и травостоем, срезанным в предыдущем году. Осенью 1967 г. на половине пробной площади (с которой в 1966 г. были срезаны растения) проводилось повторное срезание, с предварительным подсчетом растений. Срезанные растения взвешивались в сыром и абсолютно сухом состояниях и удалялись с площади. В 1968 г. наблюдения проводились параллельно на трех участках: с нетронутым травостоем, с травостоем, срезанным 1 раз (1966 г.) и 2 раза (1966 и 1967 гг.). На основании полученных данных были вычислены индексы разнообразия и однородности сообщества, а также коэффициенты сходства.

Результаты и обсуждение

На основании данных табл. 1 произведен расчет индексов разнообразия и однородности (табл. 2). Как видно из табл. 2, в течение трех лет в одно и то же время (16 VI, 6 и 19 VII) соотношения фитомассы растений разных видов были близкими, на что указывают и индексы разнообразия и однородности. Так, в течение трех лет индекс разнообразия 16 VII был равен $H=1.01$ по сырому весу и $H=0.99$ по абсолютно сухому весу. На постоянство разнообразия указывают индексы λ и E. Аналогичное постоянство разнообразия отмечено 6 и 19 VII каждого года.

Разнообразие резко изменяется в течение июня, а начиная с первой декады июля скорость изменения его резко падает. Это обусловлено, по-видимому, замедлением роста растений в данный период. Разнообразие достигает максимума осенью. Индексы, вычисленные по абсолютно

ТАБЛИЦА 1

Сезонные и годовые изменения фитомассы растений четырех видов высокотравного сообщества при естественном его развитии

Сроки срезания растений	Сырой вес (ц/га)					Абсолютно сухой вес (ц/га)				
	I	II	III	IV	Σ	I	II	III	IV	Σ
1966 г. 16 VI	75.7	8.9	3.2	6.3	94.1	8.8	0.9	0.4	0.7	10.8
6 VII	143.6	22.9	69.6	22.0	268.1	24.2	2.5	7.3	2.1	36.1
19 VII	156.2	26.7	51.3	40.3	274.5	28.8	3.7	4.7	4.2	41.4
1967 г. 16 VI	91.4	10.2	5.4	6.8	113.8	10.2	1.1	0.8	0.6	12.7
6 VII	178.4	24.5	75.1	35.2	313.2	27.1	2.8	6.8	3.9	40.6
19 VII	190.1	32.4	79.4	42.0	343.9	30.0	4.5	7.0	4.8	46.3
1968 г. 16 VI	85.2	9.7	4.8	6.5	106.2	9.8	1.0	0.7	0.5	12.0
6 VII	167.3	23.1	67.3	34.4	292.1	25.4	2.5	5.3	3.7	36.9
19 VII	178.2	30.0	77.2	41.1	326.5	26.8	4.1	6.3	4.5	41.7

Примечание. I — лабазник камчатский, II — крестовник коноплеволистный, III — борщевик сладкий, IV — купырь похожий.

сухому весу, отражали те же закономерности, что и индексы, рассчитанные с учетом сырого веса растений. Поскольку два сообщества с равными индексами разнообразия иногда могут иметь различное соотношение видов, мы вычисляли коэффициенты сходства серии состояний сообщества. Например, два сообщества, состоящие из двух видов *A* и *B*: {*A* (0.9); *B* (0.1)} и {*A* (0.1); *B* (0.9)}, имеют один и тот же индекс разнообразия, но, очевидно, отличаются друг от друга.

Вычисленные коэффициенты сходства серии состояний оказались очень высокими. Так, по сырому весу для первого срока (16 VI) за три года $К_1$=0.9997; для второго (6 VII) — $К_2$=0.9987; для третьего (19 VII) —

ТАБЛИЦА 2

Индексы разнообразия и однородности высокотравного сообщества при естественном его развитии

Сроки срезания растений	Индекс					
	по сырому весу			по абсолютно сухому весу		
	H бит	λ %	*E* %	*H* бит	λ %	*E* %
16 VI 1966 г.	1.00	81.3	49.8	0.97	82.2	51.4
1967 г.	1.02	81.2	49.1	1.02	81.2	49.1
1968 г.	1.02	81.1	49.1	0.97	82.4	51.6
6 VII 1966 г.	1.58	61.8	21.2	1.36	70.6	32.0
1967 г.	1.60	63.3	20.1	1.41	69.8	29.4
1968 г.	1.60	63.3	20.0	1.37	71.3	31.5
19 VII 1966 г.	1.65	62.4	17.6	1.37	71.8	31.7
1967 г.	1.65	61.9	17.4	1.48	66.5	25.8
1968 г.	1.66	61.5	16.9	1.50	67.6	25.1

$К_3$=0.9972. По сухому весу коэффициенты были соответственно несколько меньше: $К_1$=0.9885; $К_2$=0.9184; $К_3$=0.9373. Как видно, для определения сходства серии состояний и индексов разнообразия сообществ вполне достаточно иметь данные только по сырому весу растений. Это намного упростит сбор экспериментальных данных. Высокие значения коэффициентов сходства показывают, что в сложившемся травянистом сообществе при естественном его развитии количественные соотношения между фитомассами видов относительно устойчивы и изменяются в течение сезона в одном и том же порядке каждый год.

Ежегодное скашивание высокотравья приводит к его деградации. При одногодичном скашивании травостоя (табл. 3) его разнообразие, рассчитанное по сырому весу, резко уменьшалось на следующий год (табл. 4). Так, функция *H* изменилась с 1.66 до 0.79. Резко уменьшилась и общая фитомасса (с 344 ц/га до 49 ц/га). При прекращении скашивания разнообразие начинало восстанавливаться до прежнего уровня (табл. 4). При скашивании высокотравья в течение двух лет подряд разнообразие сообщества снижалось до нуля. Фитомасса растений сообщества уменьшилась до 0.9 ц/га сырого веса. На месте высокотравья появились мелкотравье и вейник Лангсдорфа. Однако небольшая масса этих растений во время их поселения не обеспечивает увеличения разнообразия (по весу) деградирующего высокотравного сообщества.

На основании проведенных исследований можно сделать заключение, что при естественном развитии высокотравного сообщества его видовая структура достаточно устойчива и может характеризоваться в равной мере индексами разнообразия и однородности.

При одногодичном скашивании травостоя видовая структура крупнотравного сообщества резко меняется, а при двухгодичном скашивании происходит деградация сообщества. Отмеченное явление можно объяснить тем, что отрастание высокотравья весной происходит за счет больших запасов пластических веществ в корневищах. Благодаря использованию

ТАБЛИЦА 3

Влияние однократного (19 VII 1966) скашивания на фитомассу видов высокотравного сообщества

Годы	Сырой вес (ц/га)				
	I	II	III	IV	Σ
1967	41.2	0.4	5.0	2.0	48.6
1968	80.3	1.8	15.8	11.9	109.8

Примечание. I — лабазник камчатский, II — крестовник коноплеволистый, III — борщевик сладкий, IV — купырь похожий.

ТАБЛИЦА 4

Изменение разнообразия высокотравного сообщества под влиянием одногодичного скашивания

Годы	Индекс		
	H бит	λ %	*E* %
1967	0.78	85.6	39.2
1968	1.18	75.3	59.0

прошлогодних запасов растения, образующие крупнотравное сообщество, создают большую фитомассу и ассимиляционную поверхность; это обеспечивает их интенсивный рост и позволяет к осени накопить большое количество пластических веществ в корневищах. Указанный процесс повторяется из года в год. При раннем скашивании растения не запасают необходимого количества ассимилятов в корневищах, что приводит к ослаблению их при весеннем отрастании. Двухлетнее скашивание приводит к полной гибели крупнотравных растений. Однако ослабление растений несколько уменьшается, если производить скашивание на высоте 10 см от земли (Степанова, 1965; Щербова, Степанова, 1969). Следовательно, при хозяйственном использовании высокотравных сообществ Камчатки следует придерживаться определенного режима скашивания, при котором сообщество сохраняет свой сложившийся видовой состав и строение. Математическая обработка данных дала возможность получить количественную оценку состояния сообществ и внесла некоторые изменения в методику исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Гиляров А. М. (1967). Теория информации в экологии. Усп. совр. биол., 64, 1 (4). — Гиляров А. М. (1969а). Индекс разнообразия и экологическая сукцессия. Ж. общей биол., XXX, 6. — Гиляров А. М. (1969б). Соотношение биомассы и видового разнообразия в планктонном сообществе. Зоол. ж., XLVIII, 4. — Паттен Б. (1966). Некоторые аспекты поведения планктонных сообществ. В сб.: Концепция информации и биологические системы. — Сёмкин Б. И. (1971). Об одном подходе к определению разнообразия растительных сообществ. В сб.: Количественные методы анализа растительности, II. Матер. третьего Всес. совещ. «Применение количественных методов при изучении структуры растительности». — Соловьев В. А. (1966). Биологические системы. В кн.: Термодинамика живых систем. Тр. Ленингр. лесотехн. акад., 107. — Степанова К. Д. (1965). Луга Камчатки и их улучшение. В сб.: Ученые сельскому хозяйству Дальнего Востока. — Фрей Т. Э.-А. (1970). Фитоценоз как многомерная стохастическая система. Тр. МОИП, XXXVIII. — Фрей Т. Э-А., Х. Ф. Рятсен. (1969). Информационный анализ системности фитоценоза. В сб.: Количественные методы анализа растительности. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Щербова М. А., К. Д. Степанова. (1969). Крупнотравье на Камчатке. В сб.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. — Kohn A. J. (1968). Microhabitats, abundance and food of Conus on atoll reefs in the Maldive and Chagos Islands. Ecology, 49, 6. — Margalef D. R. (1958). Information theory in ecology. General systems, 3. — McIntosh R. P. (1967). An index of diversity and relation of certain concepts to diversity. Ecology, 48, 3. — Pielou E. C. (1966). Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. J. Teoret. Biol., 10, 2. — Pielou E. C. (1969). An introduction to mathematical ecology. — Simpson E. H. (1949). Measurement of diversity. Nature, 163, 4148. — Wilhm T. L. (1968). Use of biomas units in Shaukou's formula. Ecology, 49, 1.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного центра
Академии наук СССР,
г. Владивосток.

(Получено 25 II 1971).

УДК 531.42 : 58 (212.3) (571.1)

Л. А. Игнатьева

ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОМАССЫ КУСТАРНИЧКОВО-ТРАВЯНОГО ЯРУСА ДВУХ ЛЕСНЫХ ЦЕНОЗОВ ЮЖНОЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

L. A. IGNATYEVA. THE CHARACTERISTICS OF PHYTOMASS OF THE SMALLSHRUB-GRASS LAYER IN TWO FOREST COENOSES OF SOUTHERN TAIGA IN WESTERN SIBERIA

Статья посвящена изучению продуктивности кустарничково-травяного яруса кедрового и березового лесов южной тайги Западной Сибири. Освещаются следующие вопросы: точность учета надземной и подземной массы, соотношение живых и мертвых корней и т. д.

Данных по количественной характеристике кустарничково-травяного яруса в лесах, особенно Сибири, чрезвычайно мало. Между тем именно количественная, и прежде всего весовая, характеристика не только важна для оценки фитоценотической роли яруса (Сукачев и др., 1957) и значения его в биологическом круговороте, но имеет большое значение для типологических, а следовательно и лесохозяйственных работ.

В настоящем сообщении излагаются результаты двухлетних (1968 и 1970 гг.) исследований на стационаре, работающем по Международной биологической программе в подзоне южной тайги Западной Сибири (дер. Плотниково Томской области). В задачу исследований входили следующие вопросы: учет фитомассы кустарничково-травяного яруса двух ассоциаций, коренной и производной; определение соотношения надземной и подземной частей фитомассы, живых и мертвых корней в их общем запасе. Необходимо также было выявить основные особенности распределения массы корней по горизонтам почвы и участие отдельных видов растений в ее формировании. Объектами изучения были: кедровый бруснично-хвощево-зеленомошный (участок № 3) и производный березовый бруснично-хвощево-вейниковый лес (участок № 4):

Кедровый лес располагается на водоразделе двух ручьев, образующих приток р. Иксы, на дерново-глеевой суглинистой почве с мощным оторфованным слоем лесной подстилки (до 25 см).

Древостой[1] этого фитоценоза одноярусный, состав 9К1Е+ПедБ (по площади сечений); средний возраст кедра 200 лет, ели — 170 лет; средний диаметр древостоя 28 см, средняя высота 23 м, бонитет III, полнота 0.8, число стволов на 1 гектаре 473; сумма площадей сечений 29.1 м². Возобновление под пологом леса хорошее; лучше всего возобновляется кедр. Подлесок развит слабо (сомкнутость менее 0.1); это одиночные кусты *Juniperus communis*, *Rosa acicularis*, *Ribes nigrum*, *R. hispidulum*.

Живой напочвенный покров очень неоднороден, так как чрезвычайно пестра экологическая обстановка внутри ценоза, обусловленная хорошо развитым нано- и микрорельефом в виде небольших чередующихся повышений и западин, приствольных возвышений, валежин, вывалов и т. д. Сложность эту усиливают неоднородность древесного полога и расположения подроста, создающих разные условия освещения. Существенным фактором экологии в ценозе является и наличие довольно высокого уровня верховодки в течение вегетационного сезона. Результатом взаимодействия вышеназванных и других экологических и фитоценотических факторов является формирование внутри ассоциации двух микроценозов. Первый из них приурочен к повышенным местообитаниям, сформирован мхами (*Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и др.), кустарничками

[1] Характеристика древесного яруса приводится по материалам А. А. Храмова (1972).

(*Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*), таежным мелкотравьем и хвощами (*Equisetum pratense* и *E. silvaticum*). Второй микроценоз связан своим распространением с понижениями, в начале вегетационного сезона часто затопленными водой. С понижением уровня верховодки на освобожденных от воды местах развиваются влаголюбивые лугово-болотные растения: *Calamagrostis langsdorffii*, *Cirsium heterophyllum*, *Filipendula ulmaria*, *Equisetum palustre*, *Carex caespitosa* и др.

Березовый бруснично-хвощево-вейниковый лес приурочен к дерново-слабоподзолистой глеевой суглинистой почве со вторым гумусовым горизонтом. Древостой одноярусный, семенного происхождения. Состав 10Б+Е ед. П; средний возраст березы 70 лет; средний диаметр 18.5 см, средняя высота 22 м, бонитет II, полнота 0.75; число стволов на 1 га 777, сумма площадей сечений 20.5 м². Подлесок здесь развит сильнее, сомкнутость его 0.4. Кроме видов кустарников, характерных для кедрового леса, в березовом лесу довольно обильна *Caragana arborescens*. Возобновление также хорошее.

Экологическая пестрота в этой ассоциации выражена слабее, чем в исходной: уровень верховодки ниже; равномернее и сильнее освещение. Фитоценотическая неоднородность ее все же достаточно явно выражена. Выделяются три микроценоза: I — с преобладанием *Carex macroura*; II — с преобладанием таежного мелкотравья (*Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Dryopteris linnaeana*) и кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Linnaea borealis*); III — вейниково-разнотравный, где много *Calamagrostis obtusata*, хвощей (*Equisetum pratense* и *E. silvaticum*); есть *Aegopodium podagraria*, *Cacalia hastata*, *Crepis sibirica* и др.

Как для кедрового, так и для березового леса характерна *Carex globularis*, причем в кедровом лесу участие ее значительно.

Исследования по определению фитомассы кустарничково-травяного яруса выполнены по общепринятым методикам (Шалыт, 1960; Сочава и др., 1962; Родин и др., 1968).

В 1968 г. проведен учет надземной и подземной массы кустарничково-травяного яруса, в 1970 г. повторно был проведен учет надземной массы. Для всех этих работ были заложены трансекты параллельно двум пересекающимся сторонам пробных площадей. На них через равные промежутки срезались растения на уровне почвы — в 1968 г. с 1 м², в 1970 г. с 0.25 м². Укосы в поле разбирались по видам. Одновременно проводился подсчет числа побегов каждого вида. Взвешивались растения на технических весах 1 класса — ВЛТ-1 после доведения их до абсолютно сухого состояния. Корни учитывались методом монолитов. Ямы для отбора монолитов также выкапывались на равных расстояниях друг от друга по трансектам. Размер монолитов: 50×10×10 см. Отдельно учитывались горизонты: A_0 — оторфованная подстилка (мощность ее варьирует от 8 см до 23 см) и горизонты минерального грунта — 0—10, 10—20, 20—30, 30—40 и 40—50 см. Перед отмывкой монолиты замачивались на сутки. Отмывались корни на ситах с ячейками 3.0 мм и 0.25 мм в проточной воде. Образцы корней тотчас же после отмывки разбирались по следующим фракциям: живые, мертвые, по видам.

Учет надземной массы яруса был проведен в июле, в период максимального развития травостоя. Корни учитывались в августе. Полученный материал обработан общепринятыми методами математической статистики (Василевич, 1969), результаты обработки представлены в табл. 1.

Представленные в табл. 1 данные свидетельствуют о том, что материал собран с достаточной степенью точности (P=±10%). Приведенные в таблице показатели хорошо иллюстрируют большую вариабельность величин фитомассы, что вызвано большой пестротой экологических условий внутри ценоза. Сильно выраженный микрорельеф в виде западин и повышений различной величины и различного происхождения, а также неравномерное освещение создают чрезвычайно пеструю, сложную экологическую обстановку. Как в 1968 г., так и в 1970 г. укосы брались в 30-кратной повторности (n=30). Для получения достоверных резуль-

ТАБЛИЦА 1

Результаты статистической обработки данных по фитомассе кустарничково-травяного яруса

Номер участка	Ассоциация	Часть фитомассы	Год исследования	x_{min} x_{max}	x	σ	V	m	p	n
3	Кедровый брусничново-хвощево-зеленомошный лес	Надземная	1968	17.8—96.7	61.9	21.6	34.9	3.9	6.3	12.1
		»	1970	4.6—36.7	15.9	6.6	41.5	1.2	7.5	17.0
		Подземная	1968	25.3—46.7	33.2	8.5	25.6	3.5	10.5	6.6
4	Березовый брусничново-хвощево-вейниковый лес	Надземная	1968	15.9—125.3	53.9	22.6	41.9	4.1	7.6	17.5
		»	1970	7.1—29.4	16.6	5.7	34.3	1.0	6.2	12.2
		Подземная	1968	27.9—48.9	38.3	9.1	23.7	3.8	9.8	5.4

татов (при P = ±10%) количество укосов при таком варьировании показателей можно несколько уменьшить. Судя по полученным результатам, можно ограничиться 20 (25) укосами. Уменьшение учетной площадки с 1 м^2 до 0.25 м^2 не увеличило заметно варьирования величин. Следовательно, в наших условиях (для экономии времени и труда) можно для определения массы кустарничково-травяного яруса пользоваться учетными площадками размером 0.25 м^2.

Надземная часть фитомассы кустарничково-травяного яруса исследованного кедрового леса равнялась 6.2 ц/га в 1968 г. и 6.4 ц/га в 1970 г. В березовом лесу этот показатель соответственно был равен 5.4 ц/га и 6.6 ц/га. Подземная часть фитомассы яруса в кедровом лесу составила 66.3 ц/га, в березовом — 76.7 ц/га.

Существенной разницы в массе надземной части кустарничково-травяного яруса между участками коренного и производного леса нет. За два года исследований величина надземной части фитомассы в кедровом лесу также изменилась мало. На участке березового леса, как и следовало ожидать, годичные колебания массы надземной части кустарничково-травяного яруса были более ощутимыми; увеличение ее составило 1.2 ц/га. Можно полагать, что различная годичная изменчивость фитомассы на двух исследованных участках связана с более слабой эдификаторной ролью березы в сравнении с кедром.

Интересные результаты дало определение подземной части фитомассы кустарничково-травяного яруса. Как видно, запасы корней травянистых растений и кустарничков в таежных лесах, вопреки существующему мнению, довольно велики и более чем в 10 раз превышают массу надземной части этого яруса (соотношение надземной и подземной массы в кедровом лесу 1 : 10.7; в березовом — 1 : 14.2).

Распределение массы корней по горизонтам почвы на участке кедрового леса характеризует табл. 2. Судя по полученным величинам, можем считать, что основная масса корней трав и кустарничков сосредоточена в подстилке (горизонт A_0) и в горизонте 0—10 см минерального грунта (78.4% — в кедровом лесу, 85.7% — в березовом). С глубиной масса корней резко падает, в горизонте 30—40 см находится всего 3—4% корней, в горизонте 40—50 см — 1—2%. В некоторых монолитах на глубине 40—50 см корни трав и кустарничков совершенно отсутствовали. На участках наблюдается некоторое различие в распределении корней по почвенному профилю. Оказалось, что масса корней более равномерно распределена по почвенной толще в кедровом лесу; почти одинаковая загруженность корнями характерна здесь и для горизонтов A_0 и 0—10 см. В березовом лесу более 70% корней сосредоточено в подстилке.

Из всего количества корней на участке кедрового леса живых было около трети (32.3%). В березовом лесу доля живых корней оказалась более значительной — 52%. Очевидно, экологические условия кедрового леса, определяющие слабое разложение растительных остатков и способствующие образованию мощного оторфованного горизонта A_0, благоприятствуют накоплению в почве мертвых корней.

ТАБЛИЦА 2

Распределение массы корней по горизонтам почвы (в %)

Горизонты почвы (см)	Участок № 3							Участок № 4						
	номера монолитов													
	1	2	3	4	5	6	среднее	1	2	3	4	5	6	среднее
A_0	28.9	33.0	57.5	46.0	39.3	33.3	39.6	49.3	68.4	95.1	65.1	86.1	74.8	73.1
0—10	45.4	35.3	28.3	42.4	42.6	38.7	38.8	24.8	13.1	0.6	17.4	7.8	11.9	12.6
10—20	9.9	20.8	6.1	2.8	6.9	18.3	10.8	3.1	5.1	2.0	7.0	2.0	5.9	4.2
20—30	10.0	3.6	3.0	4.1	5.8	4.6	5.2	9.7	3.7	1.0	5.2	1.3	3.2	4.0
30—40	5.8	7.2	2.7	3.5	1.4	5.1	4.3	7.6	5.9	1.3	3.1	0.6	2.9	3.6
40—50	—	—	2.4	1.1	4.0	—	1.3	5.5	3.7	—	2.1	2.2	1.3	2.5

Судя по полученным результатам, можно полагать, что основная масса живых корней травянистых видов и кустарничков сосредоточена в подстилке, в мощном оторфованном слое, и в горизонте минерального грунта от 0 до 10 см. Глубже, до 30 см, проникают только отдельные корни растений, преимущественно *Equisetum*.

Очень трудоемким и методически мало разработанным остается пока разбор корней по видам. Выполнить эту работу в поле, пока корни еще живы, нам удалось только для участка кедрового леса. На основании усредненных показателей можно сделать вывод, что по массе преобладают корневища и корни хвощей (*Equisetum pratense*, *E. silvaticum*, *E. palustre*) — 16.4% от всей массы корней. Далее в порядке убывания следуют: *Carex globularis* (8.1%), *Vaccinium vitis-idaea* (2.4%), *Rubus saxatilis* и *R. arcticus* (1.8%), *Oxalis acetosella* и *Trientalis europaea* (0.8%) и *Dryopteris linnaeana* (0.7%).

Ряд видов, доминирующих в надземной части, расположились в следующем порядке по уменьшению их весового участия: *Equisetum pratense* (21.0%), *Vaccinium vitis-idaea* (19.8%), *Carex globularis* (11.2%), *Equisetum silvaticum* (8.7%), *Linnaea borealis* (7.6%), *Rubus saxatilis* (4.7%) и т. д.

Сравнение цифр, характеризующих весовое участие видов в формировании надземной и подземной частей фитомассы, показывает, что доминирование в обоих случаях проявляется одинаково. По надземной и подземной фитомассе в кедровом лесу преобладают *Equisetum silvaticum*, *E. pratense*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Carex globularis*. Полученные данные показывают, что в исследованных кедровом бруснично-хвощево-зеленомошном и березовом бруснично-хвощево-вейниковом лесах благодаря большой пестроте экологических и ценотических условий, определяющих чрезвычайно большую неоднородность кустарничково-травяного яруса, при определении фитомассы яруса методом максимального укоса получается большое варьирование данных ($V=$ от 34 до 40%). Поэтому для достоверного определения надземной части фитомассы с точностью $\pm 10\%$ необходимо брать укосы в 20—25-кратной повторности (размером 0.25 м^2). Для достоверного ($p=\pm 10\%$) учета подземной части фитомассы методом монолитов (размер $25\times10\times10$ см) достаточна 6-кратная повторность.

Фитомасса кустарничково-травяного яруса в исследованных ассоциациях довольно значительна. В кедровом лесу она равнялась в 1968 г. 72.5 ц/га; в березовом — 82.1 ц/га. Большая часть ее сосредоточена в подземной части. На долю надземной части фитомассы приходится в кедровом лесу 8.5%, в березовом 6.6%.

Существенной разницы по массе в надземной части кустарничково-травяного яруса коренной и производной ассоциаций не наблюдается. Масса корней в березовом лесу значительно больше, чем в кедровом. В целом в производной ассоциации можно отметить увеличение фитомассы кустарничково-травяного яруса.

Существенным можно считать различие в надземной массе в 1968 и 1970 гг. в березовом лесу (5.4 ц/га в 1968 г. и 6.6 ц/га в 1970 г.). В кедровом лесу разница за эти же годы не отмечена, что, очевидно, определяется большей эдификаторной ролью кедра в сравнении с березой.

Анализ данных о распределении корней по почвенным горизонтам показывает, что основная масса их (около 80%) сосредоточена в подстилке и в горизонте 0—10 см минерального грунта. В кедровом лесу корнями почти одинаково насыщены и горизонты A_0 и 0—10 см, в березовом же лесу 70% всей массы корней сосредоточено в подстилке; это может быть результатом прогрессирующего (при смене кедрового леса березовым) задернения и увеличения участия образующих дернину растений: *Carex macroura*, *Calamagrostis obtusata* и др. Из всего количества корней в ценозах значительная доля их во время учета (август) находилась в живом состоянии (в кедровом лесу 32.1%, в березовом 52%). По-видимому, экологические условия кедрового леса способствуют накоплению массы мертвых корней; в березовом же лесу отмершие корни разлагаются быстрее. Основная масса живых корней кустарничков и трав сосредоточена в подстилке мощностью до 24 см и в минеральном грунте до 10 см глубины.

Выводы

1. В подзоне южной тайги Западной Сибири (бассейн р. Чаи) по мере смены в результате пожара кедровых бруснично-хвощево-зеленомошных лесов березовыми бруснично-хвощево-вейниковыми прогрессирует процесс задернения. Это подтверждается увеличением общей массы корней и концентрированием их в подстилке.

2. По сравнению с коренными ассоциациями в производных создаются условия для более быстрого разложения отмерших растений, о чем можно судить по соотношению живых и мертвых корней.

3. Большое варьирование показателей продуктивности как в исходной, так и в сменяющей ее ассоциации является свидетельством их значительной фитоценотической и экологической неоднородности.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Крылов Г. В. (1961). Леса Западной Сибири. — Родин Л. Е., Н. П. Ремезов, Н. И. Базилевич. (1968). Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. — Сочава В. Б., В. В. Липатова, А. А. Горшкова. (1962). Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова. Бот. ж., 47, 4. — Сукачев В. Н., С. В. Зонн, Г. П. Мотовилов. (1957). Методические указания к изучению типов леса. — Храмов А. А. (1972). Южнотаежный Западно-Сибирской стационар. В кн.: Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. — Шалыт М. С. (1960). Изучение подземных частей компонентов растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, II.

Западно-Сибирское
лесоустроительное предприятие,
Новосибирск.

(Получено 26 IV 1972).

УДК (18)513.734/.736 : 581.45 : 581.526.53 (477.75)

Л. В. Махаева

О ПЛОЩАДИ ЛИСТЬЕВ ТРАВОСТОЯ НАГОРНОЙ ЛУГОВОЙ СТЕПИ КРЫМА

L. V. MAKHAEVA. ON THE AREA OF LEAVES IN GRASS STAND OF MOUNTAIN MEADOW STEPPE IN CRIMEA

Определены площадь поверхности и соотношение структурных элементов фитомассы надземной части травостоя нагорной луговой степи Крыма. Индекс площади листьев в период максимального развития травостоя составляет 5.60 м^2, поверхность стеблей 0.17 м^2, суммарная поверхность всех элементов фитомассы 5.77 м^2 на 1 м^2 площади ценоза. Вес листьев в травостое составляет 93.6%, стеблей с репродуктивными органами 6.4%.

Данные о площади листьев важны как показатель, необходимый при создании моделей искусственных ценозов высокой продуктивности, а также при расчетах теплового баланса в физиологических исследованиях, касающихся водного режима и фотосинтеза.

Большинство литературных сведений по площади листьев, а они весьма немногочисленны, относится к культивируемым кормовым злакам или посевам других сельскохозяйственных культур (Ларин и Годлевская, 1949; Алексеенко, 1959; Савина, 1966; Самарина, 1969, и др.). Очень немногие работы посвящены растениям природных ценозов (Работнов, 1950). Между тем изучение естественных сообществ в этом плане имеет значение для познания их структуры, для восстановления или реконструкции растительности, создания новых ценозов.

Исследование проводилось как часть изучения структуры нагорной луговой степи (Махаева и Голубев, 1970). В качестве объекта использована прямокострово-низкоосоково-типчаковая ассоциация как одна из наиболее распространенных и типичных для растительности крымской яйлы: Bromus riparius — Festuca sulcata — Carex humilis с участием *Filipendula hexapetala*, *Alopecurus vaginatus*, *Thymus callieri*. Участок ассоциации располагается на высоте 1425 м над ур. м. на склоне (5°) юго-восточной экспозиции.

Существует несколько методов измерения площади листьев (во всех случаях имеется в виду площадь проекции листьев), как прямых, так и косвенных (Ларин и Годлевская, 1949; Алексеенко, 1959; Работнов, 1961; Ничипорович и др., 1961; Самарина, 1969). Наиболее точным считается измерение планиметром контуров листа (Ничипорович и др., 1961). Мы использовали различные методы в зависимости от морфологических особенностей растений. Планиметром измерялись контуры более или менее крупных листьев разнотравья. Очертания мелких листьев наносились на миллиметровую бумагу, и затем подсчитывалась их площадь. Для определения площади проекции узких длинных листьев и поверхности стеблей всех видов применялся расчетный метод, исходными данными для которого были их длина и ширина или диаметр (Аникиев и Кутузов, 1961).

Образцы для измерения отбирались в два этапа: сначала в случайном порядке были взяты пробы, из которых потом выделялись средние по величине экземпляры. Затем было найдено соотношение воздушно-сухого веса и суммарной площади поверхности измеренных образцов. Измерения производились в статистической повторности: по 100 побегов злаков и осок, по 50—100 листьев разнотравья; при этом образцы были сгруппированы по 5—10 штук. Как показала статистическая обработка (табл. 1), отклонения от средних составляют в большинстве случаев 2—5%. Полученные показатели площади поверхности 1 г воздушно-сухого веса фитомассы (живого растительного вещества) надземной части отдельных видов, условно названные удельной площадью, послужили основой для вычисления площади поверхности травостоя в целом и его отдельных

компонентов в ценозе. Необходимые данные по запасу фитомассы на единице площади получены укосным методом. Укосы были взяты в конце июля в период максимального развития травостоя одновременно с отбором образцов для измерения площади поверхности элементов фитомассы. Травостой срезался с 10 площадок 0.25 м^2, расположенных случайно. Ранее нами было установлено, что в условиях однородного травостоя участков, на которых проводились исследования, 10-кратная повторность укосных площадок в 0.25 м^2 обеспечивает достаточно высокую степень достоверности данных о запасе общей фитомассы надземной части, а также фитомассы преобладающих видов (Голубев и Махаева, 1970).

ТАБЛИЦА 1

Площади проекций образцов листьев и поверхности стеблей растений нагорной луговой степи Крыма (июль 1970 г.)

Виды [1]	Площадь поверхности в см^2 10 вегетативных побегов		Средний воздушно-сухой вес в г 10 вегетативных побегов	Площадь поверхности 1 г воздушно-сухого вещества в см^2	
	пластинки листьев	побеги в целом		листьев	стеблей
Festuca sulcata	50±2	68±2	2.3	298±6	150
Bromus riparius	123±7	186±9	11.5	161±5	117
Alopecurus vaginatus	75±3	118±4	2.6	459±36	101
Koeleria gracilis	66±4	93±5	5.4	174±5	105
Carex humilis	71±4	77±5	6.9	112±2	—
Trifolium ambiguum	40±2	—	—	166±4	—
Achillea setacea	—	—	—	129±3	—
Alchimilla taurica	—	—	—	114	95
Alyssum tortuosum	—	—	—	143±4	84
Androsace taurica	—	—	—	214	149
Bupleurum exaltatum	—	—	—	168	82
Cerastium biebersteinii	—	—	—	111±5	130
Erigeron orientalis	—	—	—	197	—
Filipendula hexapetala	—	—	—	107±3	—
Galium verum	—	—	—	151±3	82
Gentiana cruciata	—	—	—	147	31
Helianthemum grandiflorum	—	—	—	169±3	82±3
Hieracium sp.	—	—	—	168±8	124
Luzula campestris	—	—	—	157±8	87
Thymus callieri	—	—	—	203±6	71
Veronica gentianoides	—	—	—	124±5	30
Viola oreades	—	—	—	254±12	—
Potentilla depressa	—	—	—	111	—
Ranunculus dissectus	—	—	—	172	—
Plantago media	—	—	—	111	—
Taraxacum officinale	—	—	—	158	—

Площадь листьев злаков и осок вычислялась по длине и ширине или диаметру, если они имели круглое сечение. Установлено (Ничипорович и др., 1961; Будаговский, 1964), что между произведением длины листа на максимальную его ширину и фактической площадью проекции листа существует весьма тесная связь. В работе Н. Н. Смирновой (1969 г.) эта связь выражается коэффициентом пропорциональности, который для пшеницы и овса составляет 0.66—0.76%. В. В. Аникиевым и Ф. Ф. Кутузовым (1961) предложен способ интегрального расчета площади проекции листа злаков с учетом кривизны очертаний его верхушки. В упрощенном виде для этой цели может служить формула $S=2/3Rx$, где R — ширина, x — длина листа. Этой формулой мы пользовались для вычисления площади листьев *Bromus riparius*, *Koeleria gracilis*, *Luzula campestris*, *Carex humilis*. Листья *Festuca sulcata* и *Alopecurus vaginatus* моделировались как цилиндры.

[1] Названия растений даны по «Флоре Крыма» (тома I—III, 1927—1969 гг.).

В табл. 1 представлены удельные площади листьев и стеблей видов, участвующих в сложении сообществ нагорной луговой степи. У злаков и осок особо выделены пластинки листьев. В ходе измерений выяснилось, что соотношение веса и площади в различных частях листа злаков неодинаково. Поскольку не все части листьев равноценны в фотосинтетической деятельности, они разделялись на естественные морфологические элементы: собственно пластинки, влагалища и части листьев, скрытые во влагалище. Измерение поверхности этих элементов показало, что соотношение их примерно одинаково у всех видов злаков в травостое нагорной луговой степи: поверхность пластинок составляет 64—70%, частей листьев, скрытых во влагалище, — 11—18%, влагалищ — 15—21%. Для расчетов общей поверхности фитомассы вида в ценозе (табл. 2) использовалась удельная площадь всего побега, которая является усредненной величиной и слагается из упомянутых элементов. При этом мы оперировали односторонней поверхностью листьев, т. е. их проекцией.

ТАБЛИЦА 2

Площадь поверхности и вес элементов фитомассы надземной части растений нагорной луговой степи на площадках 0.25 м² (среднее при 10-кратной повторности). Крым, Никитская яйла, июль 1970 г.

Вид	Воздушно-сухой вес				Площадь				
	листьев		стеблей		проекции листьев		поверхности стеблей		всего
	г	%	г	%	см²	%	см²	%	см²
Alopecurus vaginatus	1.9	99.0	0.02	1.0	872	99.8	2	0.2	874
Bromus riparius . . .	11.5	99.7	0.03	0.3	1852	99.8	4	0.2	1856
Festuca sulcata . . .	23.4	96.2	0.92	3.8	6973	98.1	138	1.9	7111
Koeleria gracilis . . .	1.2	100	0	0	209	100	0	0	209
Poa angustifolia . . .	2.4	99.6	0.01	0.4	380	99.7	1	0.3	381
Все злаки	40.4	97.6	0.98	2.4	10286	98.6	145	1.4	10431
Carex humilis	16.7	99.8	0.03	0.2	1870	99.9	2	0.1	1872
C. michelii	0.1	100	0	0	15	100	0	0	15
C. tomentosa . . .	0.2	95.2	0.01	4.8	20	95.2	1	4.8	21
Все осоки	17.0	99.8	0.04	0.2	1905	99.8	3	0.2	1908
Trifolium ambiguum	1.65	98.8	0.02	1.2	274	99.6	1	0.4	275
T. pratense	0.02	100	0	0	3	100	0	0	3
Все бобовые . . .	1.7	98.8	0.02	1.2	277	99.6	1	0.4	278
Achillea setacea . .	0.2	100	0	0	26	100	0	0	26
Alchimilla taurica	0.2	90.9	0.02	9.1	23	92.0	2	8.0	25
Alyssum tortuosum	0.14	41.2	0.2	58.8	20	54.1	17	45.9	37
Androsace taurica	0.1	71.4	0.04	28.6	21	77.8	6	22.2	27
Bupleurum exaltatum	0.4	55.6	0.32	44.4	67	72.0	26	28.0	93
Crocus tauricus . . .	0.1	100	0	0	15	100	0	0	15
Erigeron orientalis	0.1	62.5	0.06	37.5	20	80.0	5	20.0	25
Filipendula hexapetala	4.6	98.5	0.07	1.5	492	98.8	6	1.2	498
Fragaria viridis . . .	0.2	100	0	0	20	100	0	0	20
Galium tauricum . .	0.11	52.4	0.1	47.6	17	68.0	8	32.0	25
G. verum	1.0	64.9	0.54	35.1	151	87.4	44	22.6	195
Helianthemum grandiflorum	0.01	25.0	0.03	75.0	2	50.0	2	50.0	4
Hieracium sp. . . .	0.05	100	0	0	8	100	0	0	8
Luzula campestris	0.2	80.0	0.05	20.0	31	88.6	4	11.4	35
Myosotis suaveolens	0.01	66.7	0.005	33.3	1	76.7	0.4	23.3	1
Pimpinella lithophyla	0.15	38.5	0.24	61.5	17	47.2	19	52.8	36
Potentilla depressa	0.15	93.8	0.01	6.2	17	94.4	1	5.6	18
Ranunculus dissectus	0.04	100	0	0	7	100	0	0	7
Taraxacum officinale	0.05	100	0	0	8	100	0	0	8
Thesium ramosum	0.12	52.2	0.11	47.8	23	71.9	9	28.1	32
Thlaspi praecox . . .	0.04	66.7	0.02	33.3	11	84.6	2	15.4	13
Thymus callieri . . .	2.4	55.4	1.93	44.6	487	78.0	137	22.0	624
Viola oreades	0.2	95.2	0.01	4.8	51	98.1	1	1.9	52
Все разнотравье . .	10.5	73.7	3.75	26.3	1535	84.2	289	15.8	1824
Все виды	69.6±3.5	93.6	4.8±0.9	6.4	14003	97.0	438	3.0	14441

Удельная площадь поверхности фитомассы зависит не только от ее веса, но и от степени дробности. Наибольшую удельную площадь имеют виды с многочисленными мелкими или тонкими щетиновидными листьями: *Thymus callieri*, *Viola oreades*, *Androsace taurica*. Виды с плотными, толстыми, тяжелыми листьями, как например *Cerastium biebersteinii*, *Alchimilla taurica*, *Veronica gentianoides*, *Plantago media*, имеют более низкую удельную площадь. Максимальная удельная площадь оказалась у злаков, а среди них — у *Alopecurus vaginatus* и *Festuca sulcata*. Оба вида имеют щетиновидную цилиндрическую форму листа с коротким конусовидным окончанием (которое в расчет не принималось). У *Alopecurus vaginatus*, кроме того, лист внутри полый, поскольку он свернут и поэтому у него самая большая удельная площадь.

О соотношении площадей листьев у разных видов в травостое можно судить по данным табл. 2. Большая часть листовой поверхности в ценозе приходится на долю злаков (73.4%) соответственно их весовому участию в фитомассе травостоя. Площадь проекции листьев осок составляет 13.6%, разнотравья 11.0%, бобовых 2%. Соотношение общей поверхности фитомассы названных компонентов почти такое же.

Важными показателями, необходимыми для расчетов радиационного режима и фотосинтеза, являются не только площадь листьев, но и поверхность других структурных элементов фитомассы. Поскольку репродуктивные органы (плоды, цветки) составляют ничтожную долю фитомассы травостоя, а у отдельных видов они вовсе отсутствуют, мы ограничились определением площади поверхности стеблей. В общей поверхности фитомассы на долю стеблей приходится всего 3%. Суммарная поверхность живой растительной массы травостоя (площадь проекции листьев+поверхность стеблей) составила 5.77 м^2, поверхность листьев — 5.6 м^2 на 1 м^2 площади ценоза. Это довольно большая величина сравнительно с травянистыми сообществами других типов. По данным Т. А. Работнова (1950), в приокских и субальпийских лугах Сев. Кавказа площадь листьев составляет около 4 м^2, а в степном типчаковом ценозе — всего лишь 2.68 м^2 на 1 м^2 площади. Таким образом, нагорная луговая степь в Крыму развивает не меньшую листовую поверхность, чем луга. Значительная величина листовой поверхности травостоя нагорной луговой степи является результатом преобладания осоково-злакового компонента и вегетативного возобновления доминантов.

Суммарная поверхность фитомассы и величина площади листьев связаны с ее морфологической структурой. Изучение морфологической структуры травостоя состояло в определении весового соотношения между основными частями растений на укосных площадках 0.25 м^2. При разборе укосов надземная часть фитомассы каждого вида разделялась на листья и стебли с репродуктивными органами (табл. 2). Характерной чертой изучавшегося травостоя является преобладание вегетативных особей и побегов. В их фитомассе основную долю составляют листья. Фитомасса надземной части доминантов тоже образована главным образом листьями. Таковы все злаки и осоки, бобовые и ряд видов разнотравья (*Filipendula hexapetala*, *Fragaria viridis*, *Achillea setacea*).

У разных видов однодольных листья составляют от 100 до 95% общего веса фитомассы надземной части растений. И совсем ничтожная доля приходится на стебли с репродуктивными органами.

В фитомассе большинства двудольных в период максимального развития травостоя та или иная доля принадлежит стеблям. К видам с наибольшим участием стеблей относятся *Helianthemum grandiflorum*, *Thymus callieri*, *Alyssum tortuosum*, *Thesium ramosum*, *Galium tauricum*, *G. verum*, *Bupleurum exaltatum*, *Pimpinella lithophyla*. Вес их стеблей (с соцветиями) составляет 35—75% от всей надземной массы каждого вида. Однако доля этих видов в травостое невелика, и они существенно не влияют на соотношение листьев и стеблей в общей фитомассе надземной части ценоза.

В силу упомянутых особенностей состава фитомассы площадь поверхности, образуемая стеблями, исчисляется всего лишь в 0.17 м^2 на 1 м^2

площади, что составляет 3% от общей поверхности фитомассы. Что касается репродуктивных органов — цветков и плодов, то их доля в общей поверхности еще меньше (< 1%).

Величина площади листьев, характер их расположения влияют на световой режим, который в свою очередь оказывает влияние на урожайность плодов. По данным Ничипоровича (1966), в полевых условиях оптимальными, т. е. обеспечивающими наибольший суммарный фотосинтез, нередко оказываются площади листьев 40—50 тысяч м² на га (4—5 м² на 1 м²). Листовая поверхность нагорной луговой степи, как нами установлено, имеет примерно такую величину, что, очевидно, свидетельствует о наиболее рациональной структуре травостоя в природных условиях яйлы.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко Л. Н. (1959). К методике определения площади листьев многолетних трав. Докл. ВАСХНИЛ, 9. — Аникиев В. В. и Ф. Ф. Кутузов. (1961). Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков. Физиол. раст., 8, 3. — Будаговский А. И. (1964). Испарение почвенной влаги. — Голубев В. Н. и Л. В. Махаева. (1970). Динамика продуктивности нагорной луговой степи крымской яйлы. Ж. общ. биол., 31, 4. — Ларин И. В. и Т. Р. Годлевская. (1949). Структура урожая многолетних трав. Бот. ж., 34, 6. — Махаева Л. В. и В. Н. Голубев. (1970). О структуре растительности нагорной луговой степи крымской яйлы. В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. — Ничипорович А. А. (1966). Задачи работ по изучению фотосинтетической деятельности растений как фактора продуктивности. В сб.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. — Ничипорович А. А., Л. Е. Строганова, С. П. Чмора, М. П. Власова. (1961). Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. — Работнов Т. А. (1950). Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев. Бюлл. МОИП, 55, 2. — Работнов Т. А. (1961). Изучение структуры на сенокосах и пастбищах. В кн: Методика опытных работ на сенокосах и пастбищах. — Савина С. С. (1966). Определение площади листьев зерновых культур по материалам наблюдений сети агрометеостанций. Метеорол. и гидрол., 5. — Самарина Н. Н. (1969). Методика и некоторые результаты исследований биометрической структуры сельскохозяйственных культур. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1.

Никитский ботанический сад,
Ялта.

(Получено 21 IV 1972).

УДК 581.3 : 582.951.6

З. И. Никитичева и Э. С. Терехин

К ЭМБРИОЛОГИИ *TOZZIA ALPINA* L. (*SCROPHULARIACEAE*)

С 5 рисунками и 5 таблицами рисунков

Z. I. NIKITICHEVA AND E. S. TERYOKHIN. TO THE EMBRYOLOGY OF *TOZZIA ALPINA* L. (*SCROPHULARIACEAE*)

Изучено развитие семяпочки, зародышевого мешка, эндосперма, зародыша и завязи (плода) *Tozzia alpina* L. (*Scrophulariaceae*, *Rhinantoideae*). По основным эмбриологическим признакам *T. alpina* сходна с другими изученными паразитными норичниковыми. Для этого вида характерны париетальная плацентация, гемитропная семяпочка с удлиненным зародышевым мешком Polygonum-типа, эндосперм с четырехъядерным микропилярным и двухъядерным халазальным гаусториями, зародыш Onagrad-типа, дифференцированный на основные органы. Начальные стадии развития эндосперма имеют специфические черты и обнаруживают сходство с развитием эндосперма у *Euphrasia arctica*. Для *T. alpina* характерны дегенерация трех из четырех семяпочек и опадение плодов в недозрелом состоянии. Это связано с тем, что диссеминация осуществляется плодами.

Tozzia alpina L. — одно из наиболее интересных паразитных растений в подсем. *Rhinanthoideae*. Хейнрихер (Heinricher, 1901, 1910) выяснил, что оно в течение первых двух-трех лет своей жизни обитает в почве как бесхлорофильное облигатнопаразитное растение (рис. 1). В это время *T. alpina* очень сходна по своему габитусу и образу жизни с *Lathraea*

squamaria L. Однако в отличие от *L. squamaria* в год цветения у *T. alpina* развивается надземный зеленый облиственный побег, завершающийся рыхлым соцветием из мелких энтомофильных цветков (рис. 2).

Из других особенностей образа жизни *T. alpina* следует упомянуть приуроченность этих растений к сырым, затененным место-



Рис. 1. Подземная часть спорофита *Tozzia alpina* L. с бесхлорофилльными листьями.



Рис. 2. *Tozzia alpina* L.

обитаниям. Они поселяются главным образом вдоль русла горных ручьев и речек.

Можно было предположить, что не только по образу жизни и внешней морфологии, но и по эмбриологическим особенностям *T. alpina* имеет промежуточные признаки между зелеными (*Bartsia alpina* L., виды рода *Rhinanthus* L.) и бесхлорофильными (*Lathraea squamaria* L., *Striga orobanchoides* Benth.) паразитами из сем. норичниковых.

Материал и методика

Материал для эмбриологического исследования *T. alpina* был собран летом 1965 и 1970 гг. на восточных склонах Карпат в окрестностях станции Ворохта. Фиксация проводилась смесями F. A. A. (90 : 7 : 7) и Карнуа (6 : 3 : 1). Дегидрация и инфильтрация парафином произведены по общепринятой методике. Микротомные срезы толщиной 12 мкм получены на ротационном аппарате «Reichert». Срезы окрашивались генцианвиолетом (по Ньютону) с подкраской оранж «Ж» в гвоздичном масле.

Результаты

Развитие и строение завязи. Гинецей *T. alpina* состоит из двух плодолистиков и на ранних стадиях развития имеет полость с зачатками двух париетальных плацент (рис. 3, *1*, *а—в*). Ко времени оплодотворения и начала развития эндосперма в верхней части завязи плаценты сохраняют раздельное париетальное положение (рис. 3, *2*, *а*); в средней ее части плаценты плотно соприкасаются, образуя два гнезда, однако в каждой из

плацент отчетливо прослеживается свой эпидермальный слой (рис. 3, *2*, *б*). Нижняя часть завязи двухгнездная; она разделена перегородкой, образованной сросшимися плацентами (рис. 3, *2*, *в*) и разрастающейся базальной частью завязи (рис. 3, *2*, *г—д*).

На каждой из плацент развиваются по две семяпочки (рис. 3, *2*), однако ко времени созревания плода обычно сохраняется только одна из них. В каждую плаценту входит один сложный вентральный пучок, от которого отходят прокамбиальные тяжи в семяпочки (табл. IV, *1*, *2*).

Развитие и строение семяпочки. Ко времени дифференциации археспория из общей массы клеток нуцеллуса семяпочка занимает наклонное положение по отношению к поверхности плаценты (табл. I, *1*). Единственная археспориальная клетка закладывается в субэпидермальном слое нуцеллуса у его вершины. В это время в эпидермисе нуцеллуса отмечены первые периклинальные деления в области заложения интегумента (табл. I, *1*). Археспориальная клетка преобразуется в макроспороцит без отделения кроющей клетки (табл. I, *2*). Ко времени синапсиса в ядре макроспороцита интегумент отчетливо выражен с дорсальной (обращенной от плаценты) стороны семяпочки. Образование микропилярного канала над нуцеллусом завершается лишь к началу развития зародышевого мешка (табл. I, *2—5*). Ко времени образования 4-ядерного зародышевого мешка заканчивается абсорбция нуцеллярной ткани семяпочки. Вокруг зародышевого мешка формируется интегументальный тапетум из клеток внутреннего эпидермиса интегумента (табл. I, *5*). В дальнейшем вследствие одностороннего разрастания зародышевого мешка в направлении микропиле интегументальный тапетум охватывает лишь халазальную область центральной клетки зародышевого мешка и антиподы (табл. I, *6*).

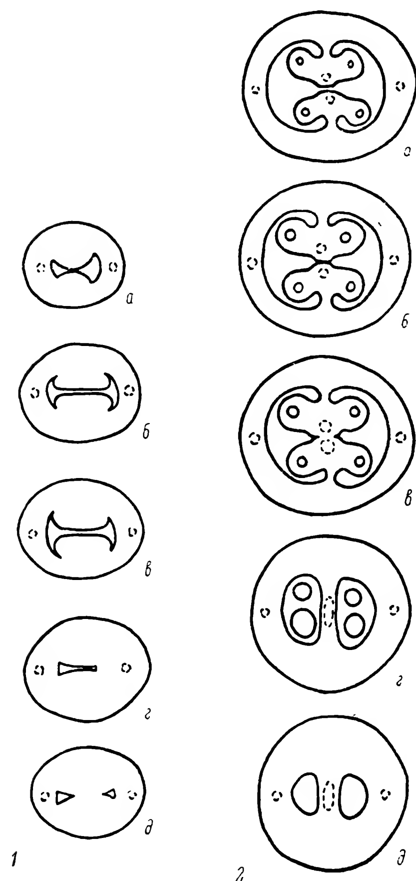


Рис. 3. Строение завязи *Tozzia alpina* L.

1 — ранние этапы развития; *2* — период после оплодотворения. *а—д* — последовательные поперечные срезы.

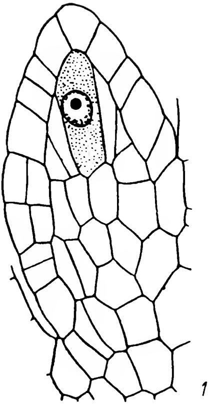
Как и у других норичниковых и заразиховых (Терехин, 1966; Никитичева, 1966) в халазальной области семяпочки *T. alpina* найдены двухъядерные и одноядерные крупные клетки гаусториального облика (табл. I, *2*, *3*, *6*).

Зрелая, готовая к оплодотворению семяпочка *T. alpina* имеет типичное гемитропное строение (табл. I, *6*). Семяножка практически отсутствует. Прокамбиальный тяж заходит в базальную область семяпочки, но в этот период еще не контактирует с зародышевым мешком. Ценоцитные (по терминологии М. С. Яковлева, 1965) клетки в основании семяпочки берут на себя в этот период функции проводящей ткани.

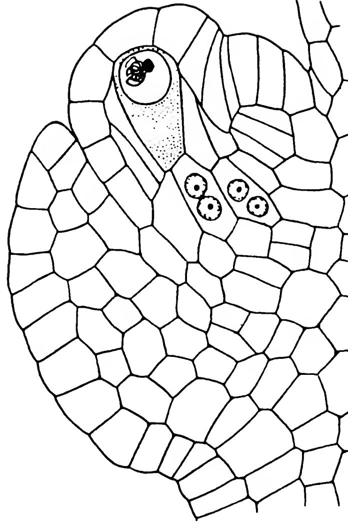
Таблица I

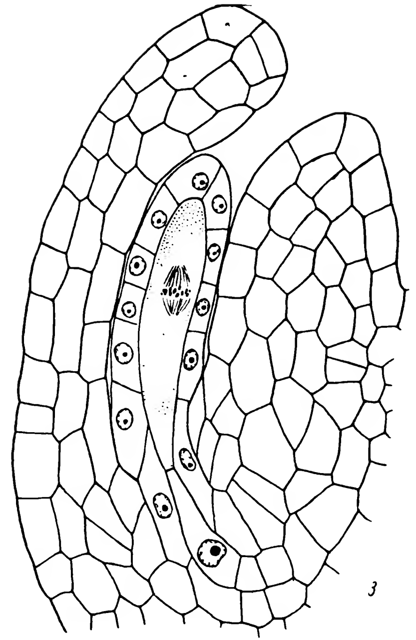
Развитие и строение семяпочки и зародышевого мешка *Tozzia alpina* L.

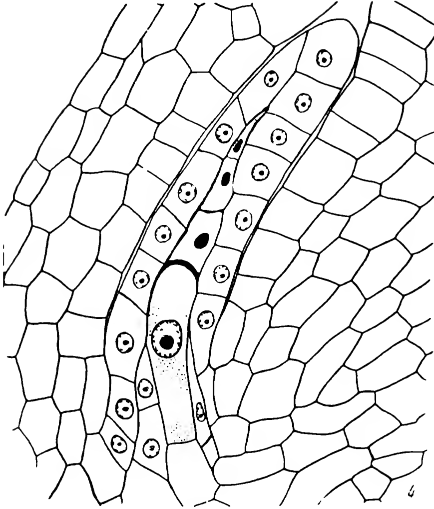
1—4 — в период макроспорогенеза; *5—6* — в период формирования зародышевого мешка.

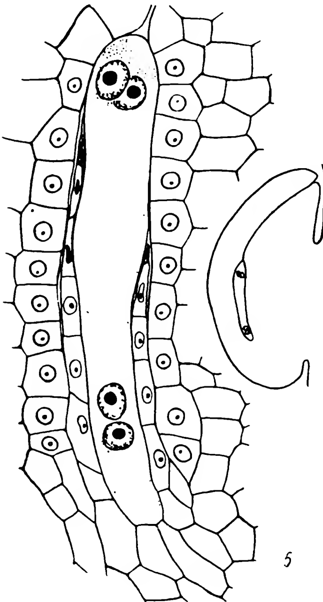


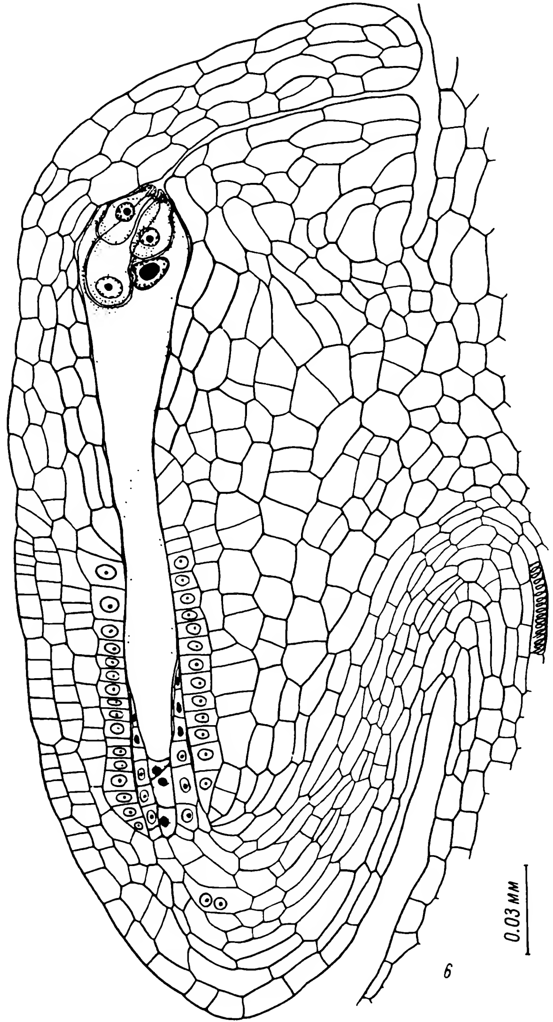
0.03 мм











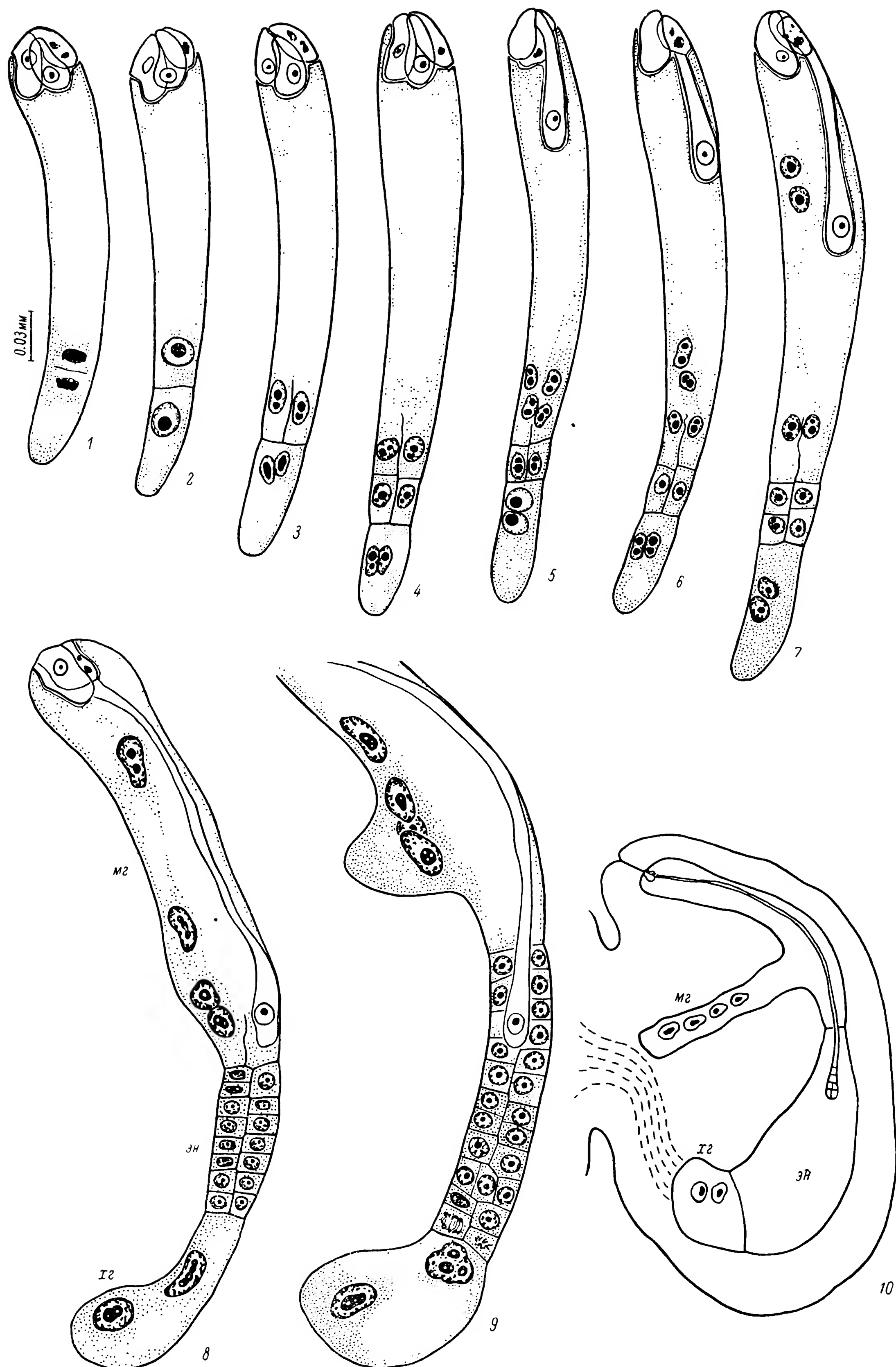


Таблица II

Развитие эндосперма *Tozzia alpina* L.

1—6 — формирование инициалов микропилярного и халазального гаусториев и собственно эндосперма; *7—10* — дальнейшие этапы развития эндосперма; *мг* — микропилярный гаусторий; *хг* — халазальный гаусторий: *эн* — собственно эндосперм.

Макроспорогенез и развитие зародышевого мешка. Мейоз в семяпочках *T. alpina* сукцессивного типа и протекает обычным образом (табл. I, *3*, *4*). В результате формируется линейная тетрада макроспор. Три макроспоры дегенерируют вскоре после образования; из халазальной макроспоры развивается зародышевый мешок (табл. I, *4*). Его развитие происходит по Polygonum-типу (табл. I, *4—6*). Зрелый зародышевый мешок восьмиядерный, 7-клеточный. Полярные ядра перед оплодотворением сливаются, и вновь образовавшееся ядро центральной клетки располагается ко времени оплодотворения у яйцевого аппарата. Три антиподы весьма эфемерны и разрушаются ко времени оплодотворения (табл. I, *6*).

Развитие эндосперма. После оплодотворения первичное ядро эндосперма перемещается от яйцевого аппарата в халазальную область зародышевого мешка, где и делится с образованием поперечной клеточной перегородки, формируя халазальную и микропилярную «камеры» зачатка эндосперма (табл. II, *1*, *2*). Халазальная «камера» вскоре становится двухъядерной и образует впоследствии халазальный гаусторий эндосперма (табл. II, *1—10*). Большую часть пространства микропилярной камеры занимает к этому времени вакуоль. Ядро микропилярной камеры делится вблизи перегородки, отделяющей халазальный гаусторий. Деление ядра микропилярной камеры сопровождается образованием неполной продольной перегородки (табл. II, *3*). Оба дочерних ядра вскоре снова делятся и клеточные перегородки закладываются поперек продольной оси зародышевого мешка; в результате образуются две клетки зачатка собственно эндосперма и не вполне разделившаяся клетка микропилярного гаустория (табл. II, *4*). Деление обоих ядер микропилярной клетки не сопровождается цитокинезом, в результате образуется ценоцитный микропилярный гаусторий с четырьмя ядрами (табл. II, *5*). На следующих этапах развития гаустории ведут себя весьма агрессивно. Их клетки разрастаются. а ядра значительно увеличиваются в размерах. Халазальный гаусторий растет в направлении проводящего пучка семяпочки (табл. II, *7—10*). К проводящему пучку подходит и латеральный вырост микропилярного гаустория, в который перемещаются все четыре его ядра (табл. II, *7—10*). В конечном счете микропилярный гаусторий, поглощая клетки проводящего пучка и прилегающих тканей, может разрастаться даже за пределы семяпочки, устанавливая непосредственный контакт с проводящим пучком плаценты (табл. IV, *4*). К этому времени содержимое клеток интегумента почти полностью потребляется в результате деятельности гаусториев и интегумент уже не может служить источником питания для развивающегося эндосперма и зародыша.

Инициальные клетки собственно эндосперма и их производные делятся несколько раз поперечными перегородками, образуя два ряда из 8—10 клеток каждый. Вслед за этим ориентация делений в клетках собственно эндосперма может стать как продольной, так и поперечной (по отношению к продольной оси зародышевого мешка). Деления в средней части эндосперма протекают более интенсивно, так что образуется характерная форма собственно эндосперма (табл. II, *7—10*).

Таким образом, в процессе развития эндосперма *T. alpina* проходит через ряд этапов дифференциации: образование халазального гаустория, образование микропилярного гаустория, формирование двойной «колонки» клеток собственно эндосперма, преобразование веретеновидного «тела» эндосперма в овальный эндосперм сформированного семени (табл. IV, *6*).

Эмбриогенез. Зигота длительное время растет к центральной области тела эндосперма (табл. II, *7—10*). Ее ядро располагается вблизи растущего конца. Первая поперечная перегородка делит зиготу на две неравные клетки *ca* и *cb*. Апикальная клетка (*ca*) дважды делится продольно, формируя квадранты (4). Базальная клетка (*cb*) делится дважды поперечно, образуя производные *m* и *ci*, а затем ряд из четырех клеток: *d*, *f*, *n* и *n'* (табл. III, *1—4*). Каждый из квадрантов делится поперечной перегород-

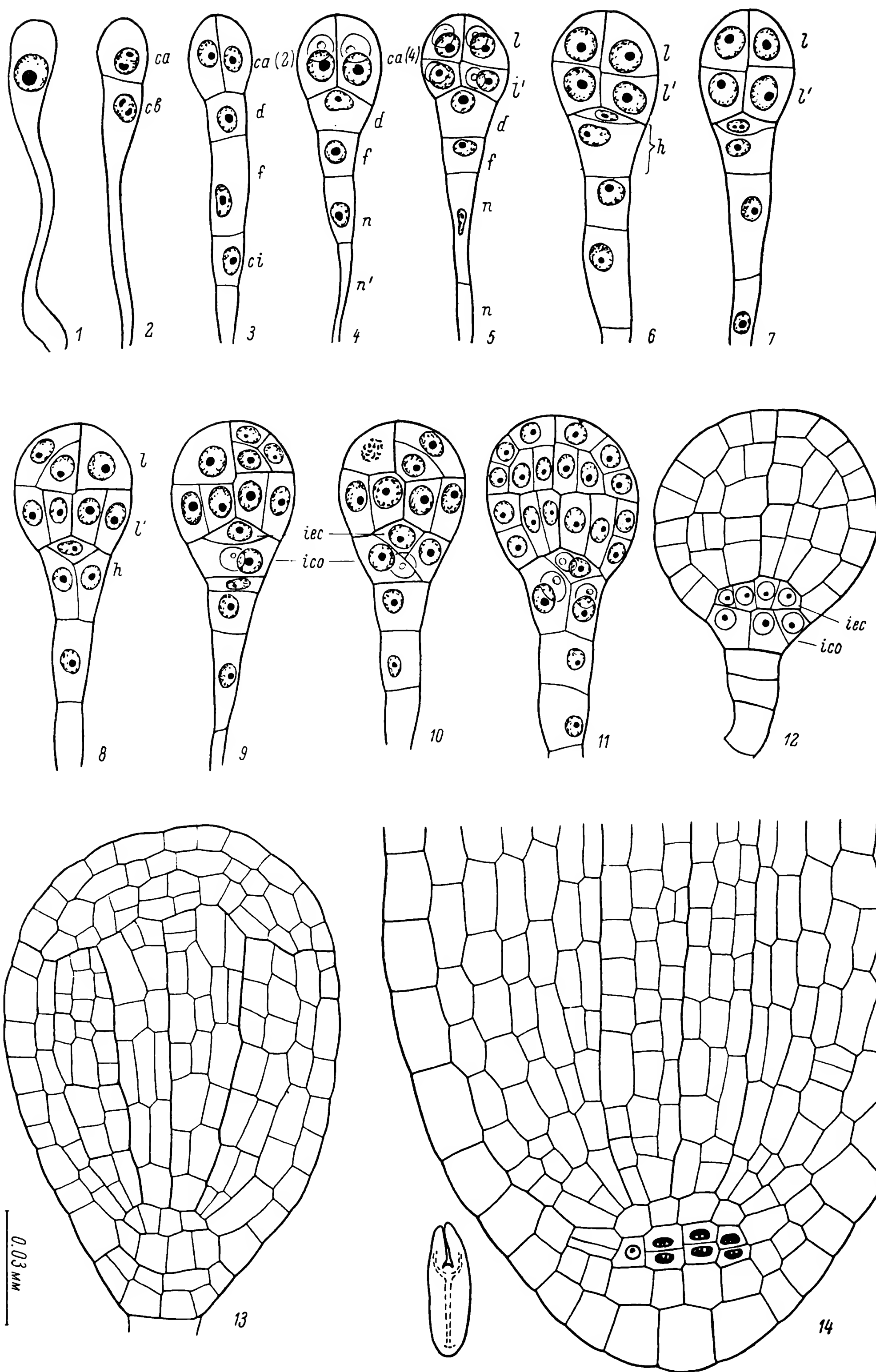


Таблица III

Эмбриогенез *Tozzia alpina* L.

1—7 — начальные этапы эмбриогенеза; *8—11* — дифференциация инициалов дерматогена, периблемы и плеромы; *12—14* — дальнейшее развитие зародыша (обозначения по Суэжу).

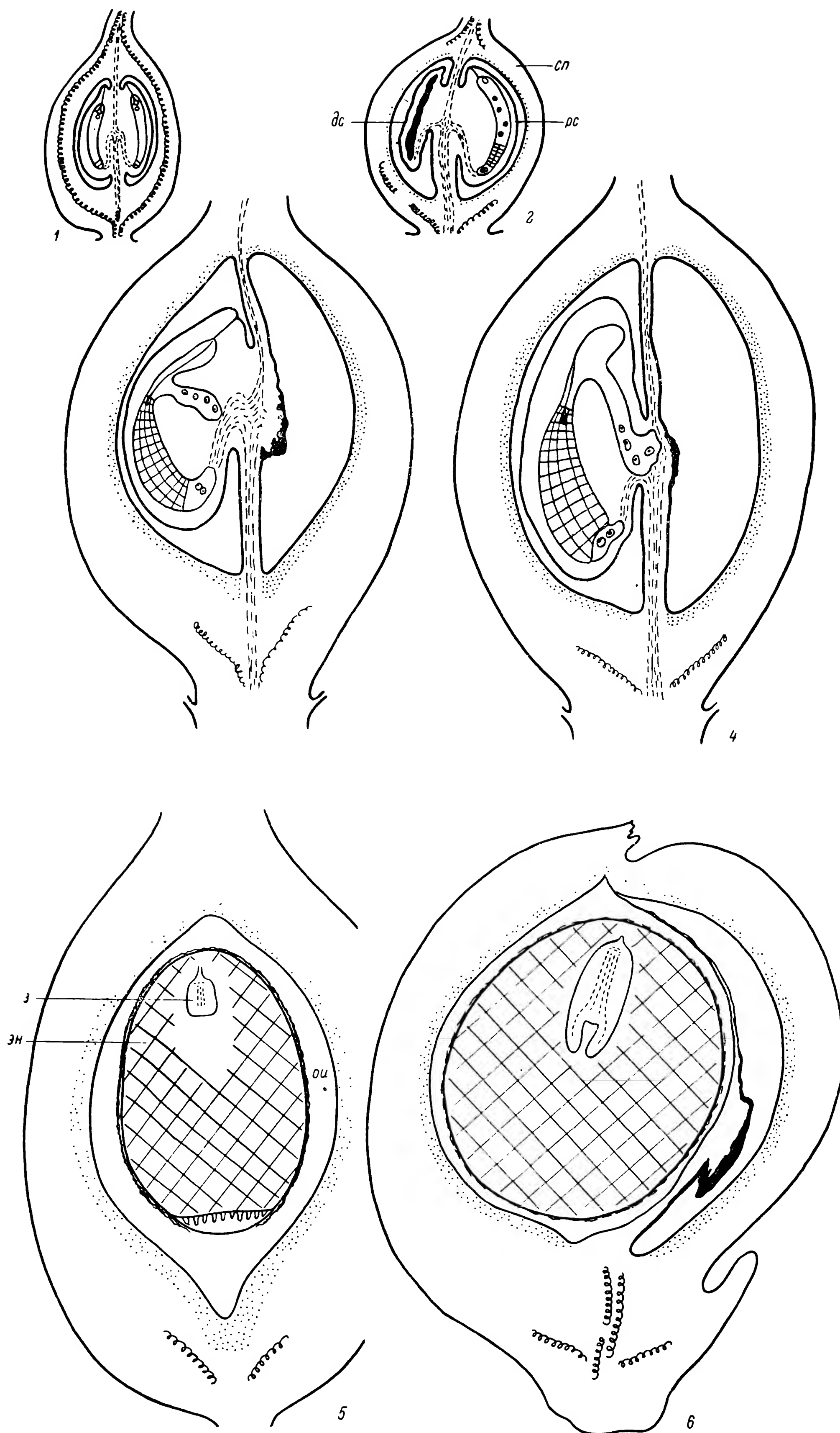


Таблица IV

Развитие плода *Tozzia alpina* L.

1—4 — стадии развития плода и семени на материнском растении; *5—6*— доразвитие плода после его опадения; *сп* — стенка плода; *рс* — развивающаяся семяпочка; *дс*— дегенерирующая семяпочка; *эн* — эндосперм; *з* — зародыш; *ои* — остатки интегумента.

кой, в результате чего образуются октанты в двух этажах l и l' (табл. III, *5*).

Верхняя производная от *cb*, клетка *d*, становится инициальной клеткой гипофиза *h*.

Дифференциация гипофиза происходит путем последовательного заложения двух взаимно перпендикулярных косых перегородок в его инициальной клетке (табл. III, *6—11*), т. е. так же, как и у других изученных норичниковых и заразиховых (Никитичева, 1971; Терехин, неопубликованные данные). Косые перегородки отчетливо видны, когда зародыш рассматривается «в профиль» (табл. III, *8*, *10*, *11*). Отделяемая ими клетка имеет трехугольную форму. Линзовидной же она кажется при наблюдении ее «в фас» (табл. III, *6*, *7*, *9*), что было показано З. И. Никитичевой (1971). Первое деление в инициале гипофиза совпадает с образованием октантов, а второе — с началом периклинальных делений, т. е. с дифференциацией дерматогена (табл. III, *6*, *8*).

После обособления дерматогена, в этаже l' происходит дифференциация эмбриональной ткани на периблему и плерому (табл. III, *11*). В дальнейшем клетки плеромы активно делятся, формируя область центрального

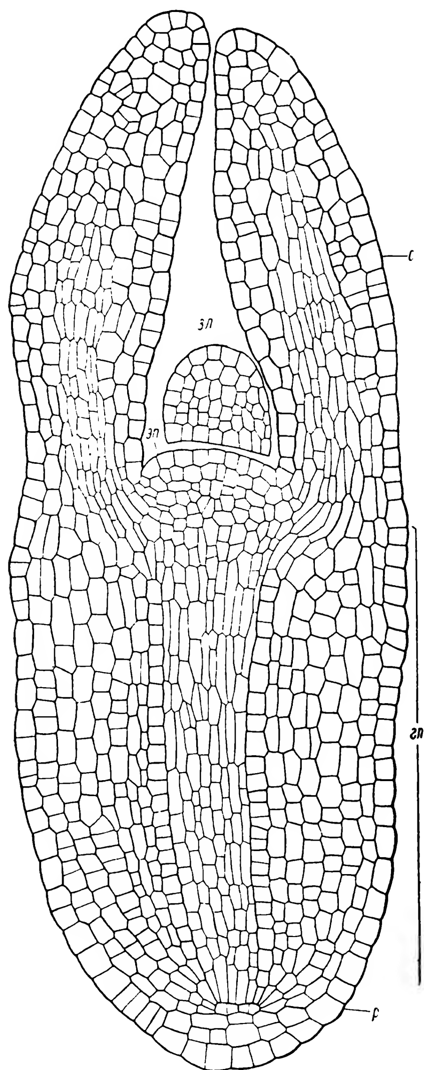


Рис. 4. Строение зрелого зародыша *Tozzia alpina* L.

эп — эпикотиль; *с* — семядоли; *зл* — зачаток первого листа; *гп* — гипокотиль; *р* — радикула.

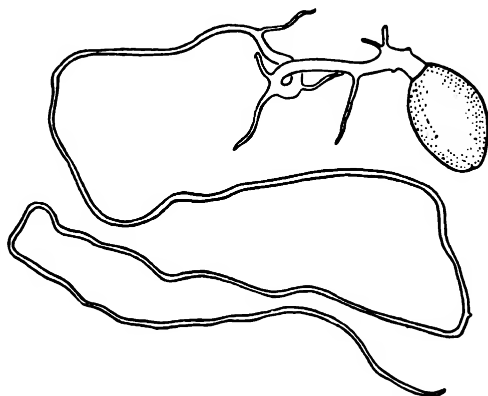


Рис. 5. Проросток *Tozzia alpina* L.

цилиндра, а из инициалей периблемы развивается коровая ткань гипокотиля (табл. III, *12—14*). Эпикотиль и семядоли формируются из инициалей этажа *l* (табл. III, *14*, рис. 4) уже после опадения плодов с материнского растения. Доразвитие зародыша длится три-четыре недели. Готовый к прорастанию зародыш имеет небольшие размеры. Однако его семядоли хорошо развиты, имеют проводящие пучки, а апекс будущего побега имеет зачатки двух первых листьев — чешуй. Апекс радикулы закрытого типа дифференцирован в той же степени, как и у автотрофных норичниковых (рис. 4).





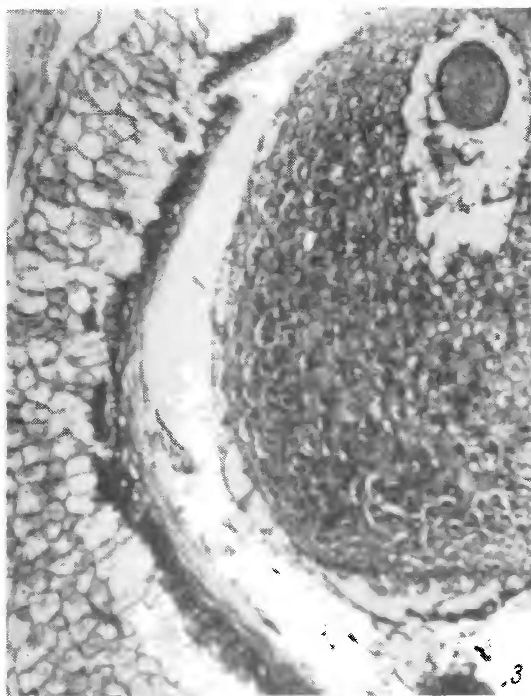




Таблица V

Развитие плода *Tozzia alpina* L.

1—3 — разрушение интегумента семяпочки в процессе развития эндосперма; *4* — готовый к прорастанию зародыш в окружении эндосперма.

Прорастание. Прорастание зародышей *T. alpina* без стимуляции выделениями из корней растений-хозяев происходит лишь в единичных случаях. При прорастании образуется длинный корешок, в то время как апикальная область зародыша долгое время остается внутри плода (рис. 5), по-видимому, до контакта с корнем растения-хозяина.

Развитие семени и плода. В процессе развития семени *T. alpina* происходит абсорбция эндоспермом окружающих тканей интегумента (табл. IV, *3—5*, табл. V, *1—3*). Завершение этого процесса совпадает со временем опадения плодов с материнского растения. В этот период клетки стенки завязи буквально забиты крахмалом. Они частично опустевают примерно через две недели, когда эндосперм развивающегося семени (одного из четырех заложившихся) занимает почти всю полость завязи (табл. IV, *5*). По мере исчезновения крахмала из клеток стенки завязи он во все больших количествах появляется в клетках эндосперма. Ко времени созревания плода ткань стенки завязи полностью разрушается, за исключением отвердевшего слоя клеток внутреннего эпидермиса (эндокарпа). Клетки этого слоя приобретают утолщенные оболочки (табл. V, *3*).

Обсуждение

Результаты настоящего исследования дают анатомическое подтверждение наблюдениям Хейнрихера (1901, 1910), отметившего, что у *T. alpina* распространяются не семена, а плоды. Покровы семени разрушаются в процессе созревания и оболочка плода принимает на себя функции снабжения пластическими веществами и защиты эндосперма и зародыша.

Особенности развития семяпочки и плода у *T. alpina* являются, по-видимому, приспособлением к некоторым специфическим условиям ее существования, а именно — к обитанию по берегам горных ручьев и речек. Ко времени опадения с материнского растения, незрелые плоды *T. alpina* имеют большую воздушную полость, образовавшуюся в результате дегенерации трех из четырех семяпочек. Они легко разносятся потоками воды во время летних ливней и оседают по берегам, когда полость завязи оказывается заполненной эндоспермом, развившимся за счет питательных веществ, отложившихся в клетках стенки завязи. Такие плоды уже тяжелее воды. Особенности развития семян и плодов *T. alpina* имеют, таким образом, очевидное адаптивное экологическое значение. Интересно упомянуть в этой связи, что у некоторых мирмекохорных видов *Melampyrum* также развиваются не все из заложившихся в завязи семяпочек.

Эмбриология *T. alpina* в общем сходна с таковой у других представителей подсем. *Rhinanthoideae*. Несмотря на значительную продвинутость в приспособлении к паразитному образу жизни (облигатность паразитизма, хемостимуляция прорастания, длительное развитие в почве), зародыши и женская генеративная сфера *T. alpina* не обнаруживают значительного влияния паразитизма.

Примечательной чертой развития *T. alpina* являются некоторые особенности формирования эндосперма (заложение первой перегородки в халазальной области зародышевого мешка, образование неполной продольной перегородки при втором делении, большая агрессивность микропилярного гаустория). Сходные особенности были отмечены ранее в развитии эндосперма *Euphrasia arctica* (Arekal, 1963).

Отмеченные выше особенности эмбриологии *T. alpina*, очевидно, могут быть использованы в систематических и филогенетических целях.

За помощь в организации сборов эмбриологического материала авторы приносят глубокую благодарность К. А. Малиновскому и А. И. Шевчуку.

ЛИТЕРАТУРА

Никитичева З. И. (1966). К эмбриологии *Lathraea squamaria* L. (*Scrophulariaceae*). Бот. ж., 51, 11. — Никитичева З. И. (1971). Эмбриогенез некоторых паразитирующих видов из семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*. Бот. ж., 56, 1. — Терехин Э. С. (1966). Эмбриология *Orobanchaceae*. I. *Phelypaea coccinea* (M. B.)

Poir. Бот. ж., 51, 11. — Я к о в л е в М. С. (1965). Ценоцитные структуры. В сб.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. — A r e k a l G. (1963). Embryological studies in canadian representatives of the tribe *Rhinantheae*, *Scrophulariaceae*. — Canad. J. Bot., 41, 2. — H e i n r i c h e r E. (1901). Die grünen Halbschmarotzer, III. *Bartsia* und *Tozzia*, 36 — H e i n r i c h e r E. (1910). Die Aufzucht und Kultur der parasitischen Samenpflanzen.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 26 V 1972).

УДК 581.9 (470.317)

П. И. Белозеров

О НОВЫХ И ПОДЛЕЖАЩИХ ИСКЛЮЧЕНИЮ ВИДАХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ

P. I. BELOZEROV. ON THE NEW AND LIABLE TO EXCLUSION PLANT SPECIES OF THE KOSTROMA DISTRICT FLORA

Настоящее сообщение является продолжением статей автора, опубликованных в Ботаническом журнале в 1957, 1960 и 1966 гг. В нем приводятся новые виды растений, выявленные в Костромской области за последние пять лет, и виды, которые в настоящее время на территории области не произрастают.

Из дикорастущих растений за последние пять лет выявлено 11 видов.

Сем. ***Rosaceae.*** *Rubus nessensis* W. Hall. (*R. suberectus* Anderss. ex Smith, *R. fruticosus* auct.). Ранее было известно, что куманика как редкое растение встречается в соседних Горьковской, Ивановской и Ярославской областях. В Костромской области она впервые была найдена лишь в конце июля 1971 г. близ пос. Караваево в сосновом лесу на супесчаной почве на склоне к Караваевскому болоту. На растениях были цветки и еще несозревшие плоды.

Сем. ***Leguminosae.*** *Astragalus cicer* L. в Костромской области найден в июле 1971 г. примерно в трех километрах от г. Нерехты близ железнодорожной линии. Растения образовали почти сплошной покров на площади в несколько квадратных метров и были в фазах цветения и начала плодоношения.

Сем. ***Cruciferae.*** *Arabis pendula* L. и *A. hirsuta* (L.) Scop. (*Turritis hirsuta* L.). Вопрос о наличии в Костромской области этих растений до самого последнего времени был неясным. *A. pendula* была отмечена еще Н. А. Островским 100 лет назад; он нашел ее как редкое растение близ дер. Худяки Кинешемского уезда. В конце прошлого столетия ее находил И. Ф. Мейснер около г. Плёса. Но эти места в настоящее время находятся в Ивановской области *A. hirsuta* местные ботаники не находили. Оба эти растения выявлены лишь в июне 1971 г. в окрестностях г. Костромы за водозаборным лесным участком Якиманихой на опушке соснового леса на сухой супесчаной почве. Они были в фазах цветения и плодоношения.

Сем. ***Polygonaceae.*** *Rumex thyrsiflorus* Fingerh. (*R. haplorhizus* Czern.) в соседней Ярославской области считается довольно часто встречающимся растением. В Костромской области впервые выявлен в 1968 г. на лугах в нижней части старого русла р. Костромы за Первомайским поселком. *Polygonum alpinum* All. (*P. polymorphum* Ledeb.) уже много лет выращивается в палисадниках около домов и местами в скверах как декоративное растение. Местные цветоводы его называют гречкой. В последние годы это растение одичало и в дикорастущем состоянии изредка встречается у заборов и по окраинам улиц. Отмечено в 1970 и 1971 гг. в г. Кост-

роме близ фанерного комбината и в других местах. Растет хорошо и плодоносит.

Сем. ***Caryophyllaceae.*** *Gypsophila paniculata* L. распространена в степных областях. В Костромской области в дикорастущем состоянии отмечена в 1968—1969 гг. близ дер. Половиново Кологривского района. Ее обнаружила экспедиция студентов педагогического института под руководством А. В. Александровой, занимавшаяся изучением лекарственных растений. Здесь она растет уже многие годы. Местные жители называют ее одолен-травой и используют как лекарственное растение.

Из сем. ***Labiatae*** новым для области видом является *Lamium album* L. Она найдена в 1968 г. во время экскурсии со студентами в изреженном лесу в окрестностях г. Костромы за заводом «Красная маевка».

Сем. ***Compositae.*** *Achillea salicifolia* Bess. (*A. borysthenica* Klok., *Ptarmica borysthenica* Klok. et Sacalo) произрастает в Горьковской и более южных областях и автономных республиках. В Костроме отмечена в 1971 г. на окраинах города в районе железнодорожного вокзала на склоне к ручью. Растения цветут и плодоносят.

По данным «определителя» П. Ф. Маевского (1964), *Artemisia sieversiana* Willd. как заносное растение встречается в Куйбышевской, Ульяновской, Воронежской и Саратовской областях. В Костроме найдена в 1971 г. на железнодорожной ветке близ фанерного комбината. Взятые для гербария растения были в плодоносящем состоянии.

Inula helenium L. издавна выращивают как декоративное цветочное растение. Местами он дичал, что и отметил И. Ф. Мейснер близ с. Иваниково в 15 км от Костромы в конце прошлого столетия. С тех пор дикорастущего девясила высокого никто не находил. В 1971 г. целые заросли его были отмечены на сырых луговинах близ пос. Красное на Волге. Местные жители используют его как лекарственное растение и называют девять сил, придавая этому виду большое лечебное значение.

За последние пять лет занесено в Костромскую область несколько видов культурных, преимущественно декоративных растений.

Cotoneaster lucida Schlecht. хорошо растет в сквере перед главным зданием Костромского сельскохозяйственного института «Караваево» в пос. Караваево. *Prunus divaricata* Ledeb. и несколько видов из рода *Populus* высажены в некоторые скверы и парки Костромы. В питомниках треста горзеленхоза выращивается посадочный материал *Aesculus hippocastanum* L.

При изучении местной флоры необходимо не только выявлять новые виды растений, но и исключать те, которые включаются в нее ошибочно и в настоящее время в данной местности не встречаются. Таких видов растений в работах по флоре Костромской области довольно много. Одни из них были неправильно определены и без должной проверки попали в списки приводимых для области растений, другие в настоящее время принимаются за разновидности или формы других видов.

Ошибочно приводимые одними авторами данные о растениях без подтверждения гербарными находками переносились в работы других авторов. Приведем несколько примеров. Н. А. Островский в работе «Список растений, собранных в Костромской губернии» (1867б) приводит *Polygonum mite* Schrank. Затем это указание повторяется в сборнике В. Я. Цингера (1885), в работах И. Ф. Мейснера (1899) и А. Е. Жадовского (1920). Во «Флоре» П. Ф. Маевского (1964) указывается, что приводимый в прежних изданиях *P. mite* Schrank в области, охватываемой этой «Флорой» (т. е. в средней полосе европейской части СССР), не встречается. В работе Н. Бекаревича «Материалы к флоре Костромской губернии» (1883) приводится *Salix angustifolia* Wulfen, далее это повторяется в работе Мейснера (1899). В книге А. К. Скворцова «Ивы СССР» (1968) указывается, что *S. angustifolia* Wulfen входит в состав вида *S. rosmarinifolia* L. В той же работе Бекаревича (1883) указан *Euphorbia esula* L. и это повторяется Жадовским (1920). Между тем, по данным «Флоры» Маевского (1964),

это растение встречается только на западе, в Смоленской и Брянской областях.

Кроме названных выше видов, ошибочно включен во флору Костромской области ряд растений и в других работах. В работе Островского «Первые сведения о флоре Костромской губернии» (1867а) и в последующих работах других авторов указывается *Chenopodium bonus-henricus* L. (*Blitum bonus-henricus* C. A. Mey.).

В работе И. Ф. Мейснера «Материалы для флоры Костромской губернии» (1899) к таким растениям относятся: *Salix undulata* Ehrh., *S. grandifolia* Seringe, *Ranunculus fluitans* Lam., *Thalictrum elatum* Jacq. и *Th. majus* Jacq., *Centaurea nigra* L., *Hieracium stoloniflorum* Waldst. et Kit.

К. К. Косинский (1915) первый отметил в своем «Списке сосудистых споровых и цветковых растений Костромской губернии» неточности определения и сомнительность произрастания в бывшей Костромской губернии пяти видов растений, указанных в списках И. Г. Георги. Списки приводятся в работе Георги «Замечания из поездки по русскому государству в 1773—1774 годах» (1775). Это — *Sisymbrium asperum*, *Arabis lipata*, *Erysimum repandum* L., *Trifolium scabrum* L., *Hypericum montanum* L. Косинский снабдил их такими коментариями: «Сомнительный вид для Костромской губернии», «Нахождение этого вида в Костромской губернии сомнительно», «Трудно сказать, что понимал автор под *S. asperum*» и т. д.

Есть неточно определенные и ошибочно включенные в списки растения и в работах А. Е. Жадовского. В его работе «Ботанические исследования в Костромской губернии летом 1913 года» (1914) приводится гибридная форма *Euphrasia coerulea* Tausch×*E. tenuis* Brenner и *Sedum sexangulare* L. По данным «Флоры СССР» (1955, т. 22), *Euphrasia coerulea* Tausch встречается только в крайних западных районах СССР, и указания многих авторов о наличии ее в других районах СССР недостоверны. *Sedum sexangulare* L. тоже встречается только на крайнем западе СССР (Флора СССР, 1939, т. 9).

В работе Жадовского «Экологический спектр Костромской флоры» (1920) ошибочно включены в список следующие неточно определенные виды растений: *Asperula tinctoria* L., *Corispermum intermedium* Schweigg. (последняя является синонимом *Corispermum marschallii* Stev.), *Salix polyandra* De-Bray, в настоящее время считающаяся формой — *S. pentandra* L. f. *polyandra* Bray (Флора СССР, 1936, т. 5), *S. repens* L. Данные Жадовского о последнем виде ивы повторяются и А. И. Рубенсом (1922). Однако согласно «Флоре СССР» (1936, т. 5), *S. repens* L. в пределах СССР не растет. В книге «Ивы СССР» (1968) А. К. Скворцов указывает, что это растение встречается в Советском Союзе лишь в прибрежной полосе Балтийского моря.

Много неправильно определенных и ошибочно включенных в Костромскую «Флору» растений содержится в работе И. Кириллова «Материалы по изучению флоры Макарьевского уезда Костромской губернии» (1919). Следует отметить, что Кириллов для всех описанных растений не приводит имен их авторов. К числу растений, наличие которых в Костромской области, по данным «Флоры СССР» (1936, 1939, 1951, 1954, 1963) и других литературных источников, мало вероятно, в этой работе относятся: *Sedum fabaria*, *Peucedanum officinale*, *Carduus lanceolatus*, *Mentha sativa*, *Dianthus carthusianorum*, *Arenaria tenuifolia*, *Erysimum odoratum*.

Все перечисленные 28 видов нельзя включать в видовой состав флоры Костромской области.

Правильность определения нескольких новых для Костромской области видов растений, в отношении которых возникали сомнения (например, *Achillea salicifolia* Bess., *Artemisia sieversiana* Willd. и др.), подтверждена научным сотрудником Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР Н. Н. Цвелевым, за что ему выражаю благодарность.

ЛИТЕРАТУРА

Бекаревич Н. (1883). Материалы к флоре Костромской губернии. Тр. общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., 12, 3.— Белозеров П. И. (1957). О распространении сорняков из семейства амарантовых на север европейской части СССР. Бот. ж., 42, 3. — Белозеров П. И. (1960). О распространении некоторых видов сорных растений на северо-восток европейской части СССР. Бот. ж., 45, 8. — Белозеров П. И. (1966). Новые виды растений для флоры Костромской области. Бот. ж., 51, 6. — Богачев В. К. (ред.) (1961). Определитель растений Ярославской области. — Георги И. Г. (1775). Замечания из поездки по русскому государству в 1773—1774 годах. — Жадовский А. Е. (1914). Ботанические исследования в Костромской губернии летом 1913 года. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местн. края, 2. — Жадовский А. Е. (1920). Экологический спектр Костромской флоры. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местн. края, 16. — Кириллов И. (1919). Материалы по изучению флоры Макарьевского уезда Костромской губернии. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местн. края, 11. — Косинский К. К. (1915). Список сосудистых споровых и цветковых растений Костромской губернии. Изв. Бот. сада Петра Великого, 15, 1, 5, 6. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Мейснер И. Ф. (1899). Материалы для флоры Костромской губернии. Матер. к познанию фауны и флоры Российской империи, отд. бот., 3. — Островский Н. А. (1867а). Первые сведения о флоре Костромской губернии. Московск. унив. изв., 5. — Островский Н. А. (1867б). Список растений, собранных в Костромской губернии. Московск. унив. изв., 5. — Рубенс А. И. (1922). К флоре Костромской губернии. Тр. Костромск. научн. общ. по изуч. местн. края, 27. — Скворцов А. К. (1968). Ивы СССР. — Станков С. С. и В. И. Талиев. (1957). Определитель высших растений европейской части СССР. — Талиев В. И. (1932). Определитель высших растений европейской части СССР. — Флора СССР. (1936, 1937, 1939, 1951, 1954, 1955, 1960, 1963). Тт. 5, 6, 7, 8, 9, 17, 21, 22, 28, 30. — Цингер В. Я. (1885). Сборник сведений о флоре средней России. Уч. зап. импер. Московск. унив., отдел естеств. истор., 6.

Костромской
педагогический институт.

(Получено 19 II 1972).

УДК 582 : 394.42 (470.51)

В. А. Бузанов

НАХОДКА *BOTRYCHIUM VIRGINIANUM* (L.) SW. В УДМУРТИИ

V. A. BUZANOV. THE FIND OF *BOTRYCHIUM VIRGINIANUM* (L.) SW. IN UDMURTIA

В окрестностях пос. Пугачево Малопургинского района Удмуртской АССР найден новый для флоры Удмуртии вид — гроздовник виргинский *Botrychium virginianum* (L.) Sw.

Впервые один экземпляр этого растения собран 6 IX 1970 приблизительно в полукилометре к востоку от указанного поселка. При внимательном обследовании местонахождения летом 1971 г. на площади около 200 м^2 обнаружено еще свыше 20 разновозрастных экземпляров.

Данное местообитание *B. virginianum* представляет собой разреженный участок сыроватого смешанного леса, на котором из древесных пород преобладают мелколиственные — *Betula pubescens* Ehrh. и *Populus tremula* L.

Подлесок почти отсутствует. Травяной покров высокий и довольно густой. Его образуют *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Aegopodium podagraria* L., *Rubus saxatilis* L., *Equisetum pratense* Ehrh., *Geum urbanum* L., *Crepis sibirica* L., *Aconitum excelsum* Reichb., *Trollius europaeus* L., *Paris quadrifolia* L., *Vicia sylvatica* L., *Stellaria holostea* L., *Glechoma hederacea* L., *Asarum europaeum* L., *Oxalis acetosella* L., некоторые злаки, папоротники и другие растения.

Здесь же найдены две группы (по 6—10 экземпляров каждая) ужовника обыкновенного *Ophioglossum vulgatum* L., ранее известного в Удмуртии только в окрестностях пос. Пудем (Ефимова, 1964), удаленного от нового местонахождения почти на 200 км.

Травостой, как видно из приведенного списка, обладает низкой кормовой ценностью, поэтому скашивания его (во всяком случае, сплошного) не производится. А это благоприятствует образованию спор и дальнейшему распространению *B. virginianum*.

Преобладание в травостое высоких растений является причиной того, что, несмотря на значительные размеры в фазе спороношения (до 45 см), *B. virginianum* легко просматривается.

В Советском Союзе, согласно «Флоре СССР» (Фомин, 1934), *B. virginianum* встречается на значительной части европейской территории, в Западной и Восточной Сибири. Местонахождения, ближайшие к описанному здесь, находятся в Свердловской (Говорухин, 1937), Горьковской и Костромской областях (Маевский, 1964).

Флора Удмуртии после нахождения *B. virginianum* насчитывает пять видов сем. *Ophioglossaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

Говорухин В. С. (1937). Флора Урала. — Ефимова Т. П. (1964). Редкие растения. В сб.: Край Удмуртский, 2. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Фомин А. В. (1934). Сем. *Ophioglossaceae*. Флора СССР, 1.

Удмуртский государственный педагогический институт, Ижевск.

(Получено 3 XI 1971).

УДК 581.14 : 582.866 (574)

И. И. Филатов

ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА ОБЛЕПИХИ *HIPPOPHAË RHAMNOIDES* L. В КАЗАХСТАНЕ

С 2 рисунками

I. I. FILATOV. THE LIFE-FORM OF *HIPPOPHAË RHAMNOIDES* L. IN KAZAKHSTAN

В отечественной и иностранной литературе облепиху крушиновидную (*Hippophaë rhamnoides* L.) относят к форме кустарника или дерева (Servettaz, 1909; Русалев, 1934; Флора СССР, 1949; Гатин, 1963; Трофимов, 1967, и др.). По классификации И. Г. Серебрякова (1962), облепиха крушиновидная представляет собой рыхлый аэроксильный кустарник, который является переходной формой между деревьями и кустарниками. Аэроксильные кустарники не способны к подземному ветвлению, у них новые оси под землей могут возникать как корневые отпрыски, а ветвление надземных осей начинается вблизи поверхности, причем образуется несколько вертикальных и наклонных осей.

Однако изучение морфогенеза облепихи крушиновидной в Алма-Атинской области показало, что ее следует отнести к типу наземных кронообразующих деревьев с прямостоячими стволами и полностью одревесневающими удлиненнымип обегами. В зависимости от условий произрастания они могут быть отнесены к деревьям лесостепного или саванного типа, или же к «Деревьям плодового типа» (Schimper, Faber, 1935, — цит. по: Серебряков, 1962), а в ряде случаев к одноствольным деревьям — деревьям лесного типа. Это подтверждается тем, что в любых условиях произрастания в Казахстане у облепихи всегда выделяется единственная главная ось, которая лидирует в течение всего онтогенеза, тогда как у кустарников она выявляется лишь в начале жизни растения, а затем теряется среди равных ей и даже более мощных надземных скелетных осей.

Важным морфологическим признаком облепихи как дерева следует считать и характер ветвления, которое в первые годы жизни до вступле-



Рис. 1. Облепиха, жизненная форма дерева лесостепного типа в жестких условиях произрастания (водораздел, высота над ур. м. 1700 м, Алма-Атинская обл., 1970 г.).

ния в пору плодоношения у нее моноподиальное. О моноподиальном ветвлении говорит то, что ее осевой побег ежегодно развивается из терминальной почки (Гатин, 1955 : 344).



Рис. 2. Облепиха, жизненная форма дерева лесостепного типа в оптимальных условиях произрастания (Проходная щель, пойма, высота над ур. м. 1100 м, Алма-Атинская обл., 1968 г.).

В пределах Казахстанской части своего ареала облепиха крушиновидная изменяет свою жизненную форму в зависимости от экологических условий. Так, в крайних, жестких условиях произрастания (в северной части Казахстана, в поймах рек степной и полупустынной зон, а также у верхнего предела ее распространения) облепиха имеет вид невысокого, 4—6 м высоты, дерева лесостепного типа (рис. 1). В этих условиях она образует плотные заросли или куртины до нескольких десятков метров в диаметре. Распространяется в основном вегетативно, посредством корневых отпрысков. По периферии куртины располагаются обычно

более молодые неветвящиеся особи корнеотпрыскового происхождения, а вокруг куртины можно встретить оси различного возраста, включая однолетние и двухлетние побеги (чаще наиболее удаленные от куртины).

В лучших условиях произрастания (в поймах горных рек лесолугового пояса в Джунгарском Алатау и Тянь-Шане) облепиха образует также дерево лесостепного типа, но достигает здесь высоты 8—9 м (рис. 2). В ряде случаев в этих условиях по габитусу ее можно отнести к деревьям лесного типа, которые зачастую достигают высоты 10—12 м. В обоих случаях облепиха обладает свойством очищаться от сучьев.

ЛИТЕРАТУРА

Гатин Ж. И. (1955). Биологические особенности облепихи и проблема введения ее в культуру для садоводства и лесных полос. В кн.: Проблемы ботаники, 2. — Гатин Ж. И. (1963). Облепиха. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Трофимов Т. Г. (1967). Облепиха в культуре. — Флора СССР. (1949). 15. — Servettaz C. (1909). Monographie des *Elaeagnaceae*.

Алтайская
лесная опытная станция
Казахского
научно-исследовательского института
лесного хозяйства,
Лениногорск.

(Получено 22 VI 1971).

УДК 582.999 : 582.89

Д. Д. Басаргин

О НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АНОМАЛИЯХ У БОРЩЕВИКОВ (*HERACLEUM MOELLENDORFFII* И *H. DULCE*) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

С 3 рисунками

D. D. BASARGIN. ON SOME MORPHOLOGICAL ANOMALIES IN *HERACLEUM MOELLENDORFFII* AND *H. DULCE* OF FAR EAST

Обнаружены некоторые аномальные отклонения в морфологии у двух распространенных на Дальнем Востоке видов рода *Heracleum* L. (*H. moellendorffii* Hance и *H. dulce* Fisch.). Тератологические явления преобладают в основном в генеративной сфере. У борщевика Меллендорфа аномалия оберточек в соцветиях получена экспериментально.

В области фитотератологии накоплено уже множество данных об аномальных уклонениях. Изучение аномалий в сравнительном морфолого-эволюционном плане дает возможность глубже понять пути возникновения тех или иных структурных особенностей растений в процессе эволюции. Исследование аномалий представляет немаловажный интерес для различных обобщений в области систематики, филогении и других вопросов ботаники. Как отмечает Ал. А. Федоров (1958), важно понять также роль тератологических явлений в процессе формо- и видообразования у растений. Современные фитотератологические исследования проводятся в русле целенаправленных работ, охватывающих уже целые систематические группы растений (Vieth, 1971).

Поскольку тератология как область научного знания касается крайних вариантов изменчивости организма, тератологический метод позволяет установить границы изменчивости морфологических признаков, что важно при установлении и разграничении видов.

При изучении некоторых особенностей морфологии дальневосточных борщевиков нами были обнаружены различные отклонения от нормы. Большинство терат встречается в генеративной сфере.

У борщевиков обнаружено пока только пять основных форм аномалий двух типов — это фасциации и метаморфозы.

1. В вегетативной сфере тераты исключительно редки. Нам удалось обнаружить их только в листовой системе сладкого борщевика на о. Сахалин в природе и опыте — это срастание черешочков латеральных листочков (долей листовой пластинки) с общим черешком листа. При наличии подобной аномалии пластинки латеральных листочков несколько деформированы и асимметричны. Основное отличие аномальных пластинок латеральных листочков от нормальных заключается в уменьшении размеров деформированных пластинок.

2. Часто встречаются атипические структуры в органах соцветий *H. dulce*, реже — у *H. moellendorffii.* В частности, в зонтике происходит срастание двух, а иногда и трех лучей на расстоянии 1/3, 1/2 и даже 2/3 от общего основания. У сросшихся лучей цветки обнаруживают несколько неравномерное развитие. Цветки более крупных из сросшихся лучей развиты лучше.

3. В системе андроцея наиболее распространенной аномалией является редукция тычиночной нити с вполне нормальным пыльником. Тычиночная нить иногда совсем незначительно превышает по высоте пестик. Укороченные тычинки слабо изогнуты ковнутри цветка. Данная аномалия чаще возникает у растений, выращиваемых в условиях теплицы.

4. С морфогенетической точки зрения наиболее интересными примерами аномалий являются редчайшие факты превращения у борщевиков лепестков цветка и других органов в листоподобные образования.

У борщевика Меллендорфа наблюдались полные превращения лепестков в образования листовой природы. В литературе примеры частичного листовидного превращения лепестков описаны у голландских сортов тюльпанов (Тутаюк, 1969). Наши примеры, очевидно, являются доказательствами в пользу признания фолиарной природы органов цветка у *Heracleum* L. Лепестки у некоторых представителей покрытосеменных морфологически являются придатками листового происхождения (Имс, 1964). Наши наблюдения делают более вероятным предположение, что лепестки у рода *Heracleum* L. являются метаморфизированными листьями, а не видоизменениями тычинок. Во многих случаях истинную природу некоторых органов, в частности цветка, узнали только по отклонениям от нормы (Vieth, 1971).

5. Карпологические тераты у дальневосточных борщевиков наблюдаются в большем разнообразии. Вышеприведенные примеры линейной фасциации можно дополнить примерами фасциации радиальной. Так, например, самой оригинальной формой уклонения от нормальной структуры плода (вислоплодника с двумя мерикарпиями) является образование трехгранных плодов. Это явление происходит, очевидно, в результате срастания двух или трех цветков. Примеры срастания двух, реже трех цветков часто наблюдались у видов сем. *Dipsacaceae* (Vieth, 1971).

Однако количественно преобладают неправильности в перераспределении друг относительно друга масляных канальцев и ребер плода. Например, в норме в одном межреберье всегда один каналец, но иногда можно найти два-три канальца. В редких случаях нет ни одного канальца. Между сближенными ребрами канальцы обычно недоразвиваются. В этих случаях нет возможности провести черту отличия между истинными отклонениями от нормы и менее значительными изменениями.

Вышеприведенные тератологические примеры зафиксированы in natura. В системе соцветия у борщевика Меллендорфа экспериментально получена единственная аномалия, не найденная пока у растений, произрастающих in situ. Опыт, проведенный в теплице, заключался в следующем. Перед бутонизацией прикорневой лист удалялся, а норма полива растений повышалась, но переувлажнение почвы не допускалось. После удаления прикорневого листа остальные листья на испытуемых растениях помещались в условия частичного затенения с таким расчетом, чтобы дневная норма освещенности постепенно понижалась к на-

чалу цветения. Перед распусканием цветков листья находились в условиях затенения до 8 часов в день. Целью опыта было вызвать реакцию листочков оберточек на искусственные изменения среды. Предполагалось, что воздействие на функцию фотосинтетического аппарата должно вызвать какое-то морфологическое изменение в системе соцветия. Первое, что небезынтересно отметить в качестве одного из результатов опыта — это отсутствие боковых соцветий у всех экземпляров. Наилучший вариант отклонения в строении листочков оберточек получен у одного растения (высота стебля 30 см, диаметр зонтика около 11 см). Общая картина индуцированной аномалии такова: обычные линейные или иногда нитевидные листочки оберточек приобрели своеобразную не встречающуюся в природе атипическую форму, а именно, они оказались значительно шире и длиннее, а главное — их края были крупнозубчатыми. Расположение зубчиков у большей части листочков было симметричным, жилкование перистым.

Более пристальное рассмотрение новой структуры оберточки обнаруживает у нее черты стройной системы листовой природы (рис. 1). В принципе выделяются три типа листочков: 1) обычные линейные; 2) трехзубчатые и 3) пятизубчатые. Элементы структуры оберточки отражают в целом схему листовой системы борщевика Меллендорфа, у которого листья состоят из одной, трех или часто пяти долей. Дополнительные зубчики формируются по правилу, как это показано на рис. 2.

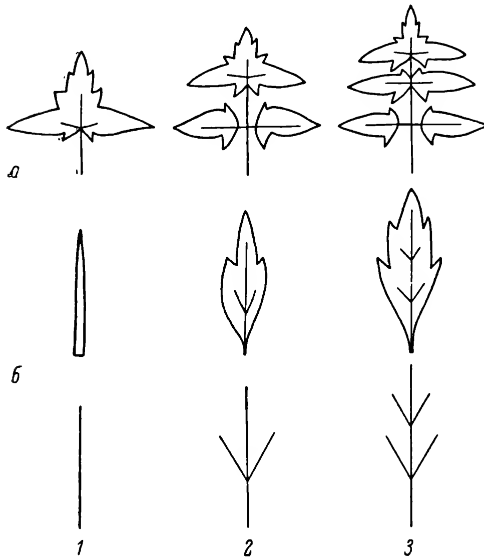


Рис. 1. Основные формы срединных листьев и листочков типичных и аномальных оберточек у *Heracleum moellendorffii* Hance.

а — срединные листья (1—3—5-листочковые); б — листочки оберточек (1 — обычная форма, 2, 3 — аномальные, 3—5-зубчиковые основные формы).

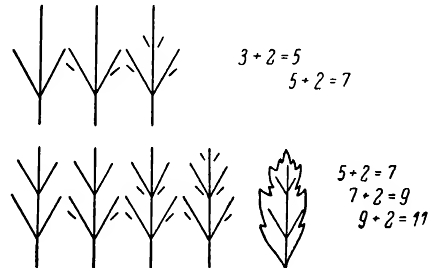


Рис. 2. Порядок формирования дополнительных зубчиков у листочков аномальной оберточки.

У зонтичков число листочков выражается порядком 1, 2, 3 и 4 (рис. 3). Наиболее типичны зонтички с тремя листочками (оптимальная структура). Число листочков у зонтичков увеличивается в направлении от центра соцветия к его периферии (рис. 3). Размеры листочков в последовательности их расположения подчиняются закономерности зигоморфии краевых цветков по правилам корреляции, а именно, более крупные листочки расположены на периферии соцветия (рис. 3).

Метаморфоз листочков оберточки в более сложные структурные образования вполне допустимо интерпретировать как редкое явление атавизма, как возврат к предковым формам. Листочки оберточки у борщевиков являются рудиментарными элементами листового происхождения, выполняющими некоторую защитную функцию в фазе бутонизации цветков. Эволюционная редукция данного органа, вероятно, сопряжена с его функциональной деградацией.

Одним из основных факторов, вызвавших редукцию листочков оберточек у зонтичных вообще, является, видимо, развитие мощного со-

цветия. Это положение можно аргументировать на примере опытных растений, у которых метаморфозы линейных листочков в широкие 3—5-зубчатые наблюдались только у растений с небольшим диаметром зонтика (8—11 см), соответственно с уменьшенным количеством цветков. У экземпляров с большим диаметром зонтика подобные метаморфозы

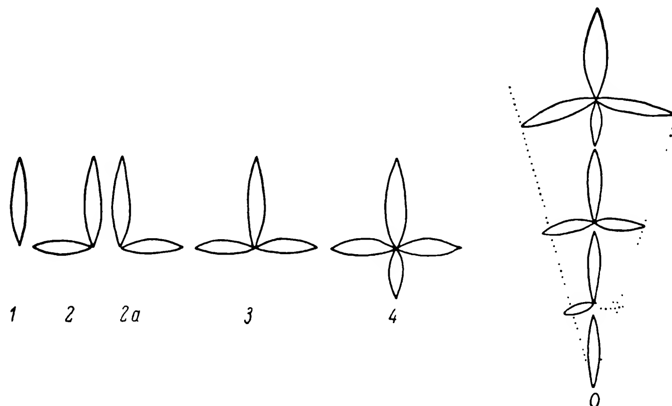


Рис. 3. Формы метаморфизированных оберточек (*1*, *2*, *2a*, *3* и *4*) и их расположение в направлении от центра соцветия (*o*) к периферии.

бывают редкими или вообще не появляются. В эволюционном аспекте узкие линейные листочки оберточек у зонтичных представляют собой четкие признаки продвинутости, широкие — примитивности.

У опытных растений с метаморфозами параллелизм радиальной симметрии листочков аномальных оберточек и нормальных лепестков показывает фолиарную природу последних.

ЛИТЕРАТУРА

Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. — Тутаюк В. Х. (1969). Тератология цветка. — Федоров Ал. А. (1958). Тератология и формообразование у растений. — Eftimie E. (1970). Contributii fitoteratologice. An. st. Univ. Iasi., Sec. 2a, 16, 2. — Vieth J. (1971). Utilite de donnèes teratologiques en morphologie florale. Natur can., 98, 2.

Институт
биологически активных веществ
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР,
Владивосток.

(Получено 22 V 1972).

УДК 581.9 (479)

Р. И. Арушанян

РЕЛИКТЫ НАГОРНОГО КАРАБАХА И НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИХ

С 1 рисунком

R. I. ARUSHANYAN. RELICTS OF THE MOUNTAIN KARABAKH AND THEIR NEW FINDINGS

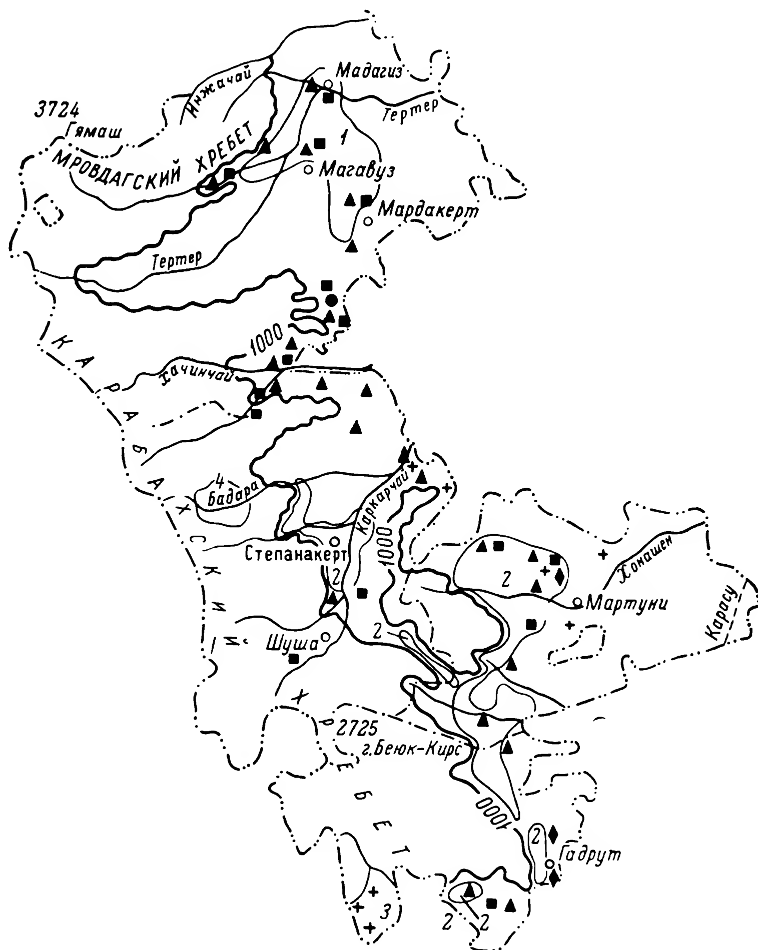
В статье сообщается о новых местонахождениях третичных реликтов флоры Нагорного Карабаха — *Pistacia mutica* Fisch. et Mey., *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp., *Punica granatum* L. и *Ficus carica* L., уточняются границы распространения этих растений в пределах Азербайджана.

Богатая флора Нагорного Карабаха издавна привлекала внимание ученых.

А. А. Гроссгейм (1928), учитывая особенности экологии реликтовых элементов флоры, считал очагами распространения реликтов в Азербайд-

жане в первую очередь Талышский хребет и в гораздо меньшей степени склоны карабахских хребтов.

Произрастание в Карабахе реликтов флоры третичного периода — *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp., *Punica granatum* L., *Ficus carica* L., *Castanea sativa* Mill., *Pistacia mutica* Fisch. et Mey., *Corylus cervorum* V. Petr., *Juglans regia* L., *Platanus orientalis* L., *Taxus baccata* L., *Amygdalus fenzliana* L., *Ilex hyrcana* Pojark. и многих других, объясняется не только пестротой геологического строения, геоморфологическими



Распространение некоторых реликтовых древесно-кустарниковых пород в лесах Нагорного Карабаха.

1 — фисташка (массовое распространение); *2* — дзельква; *3* — можжевельник; *4* — падуб; + — фисташка (единично); ● — дзельква (единичные деревья); ▲ — гранат; ■ — инжир; ♦ — миндаль.

особенностями и большим разнообразием экологических условий Нагорного Карабаха, но и его геологическим прошлым. «Третичное море омывало подножья Карабаха. . . В этот период северный и восточный склоны гор Малого Кавказа одеты были роскошной лесной растительностью типа современных Ленкоранских лесов» (Кузнецов, 1909).

Современный флористический состав лесов Нагорного Карабаха, распространенных в бассейнах рек и на передовых хребтах отрогов главного карабахского хребта, имеет много общих черт с лесами Талыша и Колхиды. Последние очаги произрастания дзельквы (Кахетия и Карабах) имеют огромное значение в деле познания истории развития Гиркано-Колхидской флоры, их былой непосредственной связи, на что указывал И. С. Сафаров (1966).

Сохранившиеся до наших дней в рефугиумах реликтовые древесно-кустарниковые породы в процессе длительной эволюции приспособились к изменившимся экологическим условиям и в настоящее время обнаруживают все черты прогрессивного развития. Разорванность ареалов реликтов объясняется историческими причинами, в частности многовековой деятельностью человека, истребившего первобытные леса и помешавшего их возобновлению.

В связи с тем, что растительный покров отдельных районов Нагорного Карабаха исследован далеко не достаточно и, главное, неравномерно, мы изучали био-экологические особенности, морфологические разновидности и распространение некоторых реликтовых древесных и кустарниковых пород, представляющих большой практический и научный интерес, поскольку это хозяйственно ценные, быстро растущие и высокопродуктивные растения.

Ниже остановимся на характеристике некоторых реликтов, изученных нами за последние годы.

Pistacia mutica Fisch. et Mey.

Фисташка имеет большое народнохозяйственное значение, ее плоды и листья являются ценным техническим сырьем для промышленности. Она является также очень засухоустойчивой древесной породой, ее можно применять при проведении противоэрозионных работ на предгорных, самых худших и неблагоприятных в экологическом отношении участках.

В. А. Петров (1940) указывал на наличие в Нагорном Карабахе всего лишь восьми старых деревьев фисташки. Нами при маршрутном исследовании светлых лесов Нагорного Карабаха в зоне 300—700 (800) м над ур. м. были обнаружены новые местонахождения фисташки на площади свыше 10 000 га, она участвует в сложении ассоциаций или встречается группами и единичными деревьями. Единичными деревьями и группами она встречается по меридиональной линии, не поднимаясь выше 650—700 м над ур. м., от пос. Мадагиз на северной окраине до сел. Доланлар Гадрутского района, на южной границе Нагорного Карабаха, где она принимает участие в арчевом редколесьи бассейна р. Акерачай, притока Аракса.

Начиная от пос. Мадагиз и до с. Касапет Мардакертского района молодую фисташку можно встретить повсеместно. В среднем течении р. Хачинчай последнее старое дерево, сохранившееся около с. Норагюх, было срублено в 1964 г. Около пос. Аскеран осталось одно дерево, далее возле селений Нахичеваник и Ашан сохранилось несколько деревьев (последние обнаружены нами). Начиная с Гадрутского района в сторону Акерачай, начинается массовое распространение фисташки в фисташково-арчевых редколесьях восточнее Лачинского и севернее Кубатлинского районов Азербайджанской ССР, откуда граница ее распространения переходит в Армянскую ССР.

Распространение фисташки на всей предгорной полосе Нагорного Карабаха, включая вторичные полынно-бородачевые и каперцовые полустепи, свидетельствует о более широком распространении ее в прошлом.

В бассейне р. Тертер, где сосредоточены большие флористические богатства Карабаха, фисташковые ассоциации на южных склонах разнообразны, это чистые фисташники с *Juniperus pygmaea* C. Koch, на крутых скалистых склонах и обрывах, полнотой 0.2—0.3, на пологих склонах ассоциации с участием *Punica granatum*, *Ficus carica*, *Rubus* sp. и *Ephedra procera* Fisch. et Mey. и др. Средняя высота фисташки 4—7 м, диаметр ствола до 30 см.

Выше по левому берегу на склонах той же экспозиции, на высоте 550—600 м над ур. м. простираются парковые фисташники с *Celtis caucasica* Willd., изредка с участием *Acer ibericum* M. B. Из кустарников в образовании редколесья участвуют *Punica granatum*, *Berberis iberica* Stev., виды *Crataegus*, *Paliurus*, *Cornus*, *Rhamnus*, *Rosa*, *Cotone-*

aster, и др. Состав редколесья: 9 фисташка, 1 каркас+клен грузинский. Полнота 0.3. Деревья фисташки достигают 9—10 м выс. и до 40 см в диам. Выше 600 м над ур. м., в местах контакта редколесья с предгорными дубово-грабовыми фитоценозами с участием клена белого, грузинского, ясеня обыкновенного и каркаса, фисташка выступает в роли компонента. Здесь в составе кустарников принимают участие также *Colutea orientalis* Mill., *Prunus divaricata* L., *Euonymus latifolius* Mill.

По правому берегу р. Тертер фисташка совместно с *Cerasus mahaleb* (L.) Mill. и *Pyrus salicifolia* Pall. принимает участие в дубово-грабовых фитоценозах. Из кустарников характерны вечнозеленый *Ligustrum vulgare* L., *Cotinus coggygria* Scop., *Spiraea hipericifolia* L., *Punica granatum*, алыча, кизил, мушмула, шиповник и др.

Восточнее во вторичных полустепях с мощным гумусовым горизонтом в зарослях боярышника, таволги, лигуструма вечнозеленого, держидерева, калины, крушины, кизильника, бересклета и других принимают участие кустообразные клен гирканский, клен грузинский, ясень обыкновенный и груша иволистная.

На северо-восточных склонах к р. Тертер в составе кустарниковых ценозов участвует *Rhus coriaria* L.

От пос. Мардакерт на севере до пос. Гадрут на юге фисташка единичными деревьями встречается в полустепных колючекустарниковых ценозах, с преобладанием *Paliurus*. Из травянистых растений на всей полосе распространения фисташки обычны *Andropogon ischaemum* L., *Origanum vulgare* L., *Festuca sulcata* Hack., *Phleum phleoides* Smk., *Xeranthemum cylindraceum* Smith, *Asparagus verticillatus* L., *Capparis spinosa* L., виды *Rumex* и многие другие.

Почвы горные коричневые, лесные карбонатные и темные серо-коричневые.

На крайнем юге Нагорного Карабаха, в бассейне р. Аракса, фисташка является компонентом в дубово-арчевом редколесье из дуба араксинского и можжевельника многоплодного. Фисташка здесь выше 700 м над ур. м. не поднимается, плодоносит почти ежегодно. Неудовлетворительное естественное возобновление объясняется повсеместной пастьбой скота. Нами при исследовании естественного возобновления были обнаружены молодые фисташки среди кустов держидерева, т. е. в местах, не тронутых скотом при выпасе.

Zelkova carpinifolia (Pall.) Dipp.

Дзельква широко распространена в субтропиках Юго-Восточной Азии, на островах Средиземного моря — Крите и Кипре, а также в северном Иране. В СССР растет только на Кавказе.

Распространение дзельквы на территории Нагорного Карабаха отмечено в окрестностях г. Степанакерта («Флора Азербайджана», 1952) и южнее, особенно около с. Тагаверт Мартунинского района (Сафаров, 1966). Нами обнаружены новые местонахождения *Zelkova carpinifolia* в 60 км севернее г. Степанакерта, на территории Мардакертского района, и в 70 км южнее с. Тагаверт; в соседнем с Карабахом Джебраильском районе распространена она на всей предгорной и нижнегорной полосе как Гадрутского, так и Мартунинского районов Нагорного Карабаха.

Дерево первой величины, до 25 м выс., диам. свыше 2 м, живет до 350—400 лет.

Ствол у молодых деревьев зеленовато-серый, гладкий, у старых буровато-серый, очень часто сильно узловатый, редко с неглубокими трещинами у деревьев на опушках.

Дзельква Карабаха имеет две биологические формы — раннюю и позднюю, различающиеся, как мы установили, по срокам распускания листьев и времени цветения на 1—2 недели, хотя созревание семян происходит у обеих форм одновременно, в начале ноября.

Дзельковники плодоносят ежегодно, и обильно — через 2—3 года. Листопад наступает в конце ноября—в начале декабря.

В Нагорном Карабахе дзельква выше 1000 м над ур. м. не поднимается тогда как в Ленкорани она, по данным И. С. Сафарова (1966), поднимается, до 1300—1400 м, а в колхидской части ареала до 300 м, что, по нашему мнению, объясняется результатом вековых климатических изменений и местных условий.

Дзельква как реликт обладает некоторыми замечательными биологическими свойствами, заключающимися (Гулисашвили, 1958; Сафаров, 1966) в двойственности ее наследственных особенностей, связанных с условиями прошлой и нынешней эпохи. Как отмечает В. З. Гулисашвили (1958), «Реликты. . . таят в себе способности при соответствующих условиях проявить старую наследственность и превратиться в породы вечнозеленые. . . Старые наследственные особенности у них в скрытом виде еще сохраняются».

Нашими наблюдениями установлено следующее: в 1968 г. в конце сентября с 19-летней дзельквы были удалены все листья. В этом же месяце из спящих почек ствола и 4—5-летних ветвей начали появляться маленькие побеги с листьями, к 20 октября того же года средняя длина их составила 5 см, толщина 2 мм.

Дзельква, как и другой реликт *Quercus castaneifolia*, дает второй прирост в конце лета, в сентябре—октябре. В 1971 г., несмотря на исключительную засуху, второй прирост дзельквы составил 4.5 см. Отдельные деревья дзельквы на склонах южной и юго-восточной экспозиции полностью сохраняют прошлогодние листья до весны следующего года. Дзельква обладает исключительно выраженной пневой (независимо от высоты сруба), стволовой и корневой побегопроизводительной способностью, сильным ростом молодых побегов.

Срубленные в 1968 г. молодые экземпляры дзельквы (средний диаметр 8 см) дали поросль из спящих почек от 25 до 44 шт. на каждом пне; поросль к концу вегетации при диаметре побегов 1.7 см имела высоту 1.62—2.10 м, а через четыре года, к октябрю 1971 г. самые высокие побеги при диаметре 4.4 см имели высоту 4.30 м, самые низкие соответственно — 0.7 см и 2.18 м. Характерно, что порослевые побеги весной растут по направлению вниз, к середине лета принимают горизонтальное положение, а к осени поднимаются вверх, получая при основании саблевидную форму. Под пологом самого крупного в Нагорном Карабахе дерева дзельквы с диаметром ствола 2 м 10 см, высотой 25 м и проекцией кроны 625 м² мы насчитали свыше 1500 шт. порослевых побегов.

Дзельква успешно возобновляется и семенами, однако молодые всходы почти полностью поедаются скотом, так как дзельковники распространены недалеко от населенных пунктов.

Дзельква очень светолюбивая порода; характерно движение нижней листовой поверхности дзельквы по направлению к свету, особенно после полудня. Листья сверху темно-, а снизу светло-зеленые, создают яркие блестящие на солнце блики, придающие дереву нарядный вид. Дзельква — ксерофильная древесная порода с большой амплитудой приспособления к различным условиям местообитания, от сухих до сырых, может расти и на очень сухих скалистых склонах южной экспозиции с грабинником (около сел. Сарушан Степанакертского района).

Дзельква мало требовательна к эдафическим условиям. Типичными местообитаниями являются сухие, свежие и влажные на склонах любой экспозиции. За исключением обнаруженных нами дзельковников в Джебраильском районе и на юге Гадрутского района, где дзельква растет в фитоценозах с *Quercus araxina* (Trautv.) Grossh., дзельковники Нагорного Карабаха имеют древостои III, IV и V бонитетов с *Quercus iberica* Stev., *Carpinus caucasica* Grossh., подлеском из *Crataegus*, *Mespilus*, *Cornus*, *Corylus*, *Ligustrum*, *Punica granatum*, *Spiraea*, *Viburnum*, *Euonymus verrucosa*, *E. europaeus. Coteneaster*, *Rhamnus* и *Rosa*, на опушках *Prunus spinosa* L. На свежих почвах в составе насаждения принимают участие *Acer campestre* L.,

A. ibericum M. B., *A. platanoides* L., *Fraxinus excelsior* L., *Tilia caucasica* Rupr., виды *Ulmus* и *Celtis caucasica* Willd. — на сухих.

Характерные виды травяного покрова в дзельковниках Нагорного Карабаха: *Poa bulbosa* L., *P. pratensis* L., *P. nemoralis* L., *Dactylis glomerata*, *Digitalis nervosa* L., *Coronilla varia* L., *Carex divulsa* Stokes ex With., *Origanum vulgare* L., *Teucrium polium* L., *Trifolium pratense* L., *Festuca pratensis* Huds., *Melica taurica* Koch, *Rumex acetosa* L., *Ornithogalum platyphyllum* Boiss., *Xeranthemum cylindraceum* Smith.

Широко распространены кустарниковые дзельковники на местах бывших дзельковых лесов в нижнем течении р. Кендаланчай, на севере и северо-западе Гадрутского и Мартунинского районов, сильно угнетенные потравами скота.

Вновь обнаруженные дзельковые деревья в долине р. Габартычай около сел. Маниклу Мардакертского района Нагорного Карабаха свидетельствуют о былом широком распространении этой ценной породы по всей предгорной полосе Нагорного Карабаха протяженностью свыше 200 км, от бассейна Куры до бассейна Аракса. Это самая северо-западная граница распространения дзельквы в Нагорном Карабахе и самая западная в Азербайджанской ССР.

Дзельква здесь растет в дубово-грабовом лесу из дуба грузинского, с подлеском из алычи, боярышника, кизила, мушмулы и других, па нижней пологой части склона, в местообитаниях с мощным гумусовым горизонтом.

Вновь обнаруженные дзельковники Гадрутского и Джебраильского районов, в бассейне р. Акерачай, притока Аракса, — самая южная граница распространения дзельквы как Нагорного Карабаха, так и Азербайджана вообще.

Punica granatum L.

Гранат на территории Нагорного Карабаха встречается повсеместно в предгорной полосе в виде подлеска в редколесьях.

В отдельных случаях на плакорах и склонах юго-восточной и восточной экспозиции в бассейнах рек Тертерчай, Габартычай, Хачинчай, Каркарчай, Кендаланчай, Куручай, у многих других рек, ручьев и у родников гранат принимает участие в сложении своеобразных реликтовых ассоциаций с *Zelkova carpinifolia* и *Ficus hyrcana*, образуя местами чистые заросли. Является одним из основных спутников *Pistacia mutica*.

Предгорье Нагорного Карабаха, начиная от бассейна р. Тертерчай до бассейна р. Акерачай, является коренным местопроизрастанием *P. granatum*. Об этом свидетельствует не только наличие здесь граната, но и многих других реликтов (*Pistàcia*, *Zelkova*, *Ficus*, *Buxus*, *Amygdalus*, *Juniperus*). В сопровождении *Ficus*, *Rhus*, *Rhamnus*, *Paliurus*, *Rubus*, *Rosa*, *Spiraea* и других гранат можно встретить на различных местообитаниях, от крайне сухих недоступных скалистых мест, где он образует непроходимые заросли, до сырых местоообитаний, где отличается хорошим ростом, но при всем этом он предпочитает местообитания с повышенной сухостью почвы.

Гранат обладает способностью в первые годы давать обильные порослевые побеги, отличающиеся интенсивным ростом, достигающие в благоприятных условиях до 60 см высоты в год отрастания. В Карабахе гранат достигает высоты 4 м при диаметре ствола 4—6 см.

В отличие от инжира гранат выше 900 м над ур. м. не поднимается, хотя он лучше переносит морозы до —15°.

Благодаря своим биологическим особенностям и исключительно ценным хозяйственным свойствам культурные сорта граната широко вводятся в противоэрозионные посадки, за счет чего и наблюдается расширение его общего ареала в Нагорном Карабахе.

Ficus carica L.

Инжир широко распространен на всей предгорной и среднегорной полосе Нагорного Карабаха. В отличие от граната он не образует сплошных зарослей, предпочитает склоны южной и восточной экспозиции и поднимается до 1300 м над ур. м.

Обычен в местообитаниях с умеренно сухими и умеренно влажными почвами, хотя встречается и на крайне сухих скальных обнажениях, лишенных почвенного покрова, что наблюдалось в обнаруженных нами новых пунктах распространения инжира в Арачадзорском лесничестве Мардакертского лесхоза и в Колатакском и Шушинском лесничествах Степанакертского лесхоза. Обычен инжир и на крутых каменистых склонах без мелкозема и с примитивными почвами без гумусового горизонта; встречается также в сырых местностях, по долинам рек и родников.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. (1928). Главные очаги растительных реликтов на территории Азерб. ССР. Изв. Азерб. гос. унив. им. В. И. Ленина, отдел естествозн. и медиц., 7. — Гроссгейм А. А. (1939). Типы реликтов. Изв. Аз. филиала АН СССР, 6. — Гулисашвили В. З. (1958). Противоречивые особенности в наследственности реликтовых древесных пород и их значение для развития растительных организмов. ИАН СССР, сер. биол. 3. — Кузнецов Н. И. (1909). Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Зап. АН XXXIV, 1. — Петров В. А. (1940). Этноботаника Нагорного Карабаха. — Прилипко Л. И. (1954). Лесная растительность Азербайджана. — Сафаров И. С. (1961). Появление признаков вечнозелености у некоторых реликтовых древесных пород Талыша. Бюлл. МОИП, отдел биологии, XVI (4). — Сафаров И. С. (1966). Дзельква, ее биолого-экологические особенности и хозяйственное значение. ИАН Азерб. ССР, сер. биол., 1. — Флора Азербайджана. (1952). III.

Степанакертский лесхоз,
Нагорно-Карабахская автономная область
Азербайджанской ССР.

(Получено 27 XII 1971).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 001.8 : 581.9 : 912

А. С. Карпенко

ПРИЕМЫ АНАЛИЗА ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ КАРТ

A. S. KARPENKO. METHODS OF ANALYSIS OF GEOBOTANICAL MAPS

Существующие геоботанические карты заключают в себе большую информацию о составе, структуре и распределении растительного покрова. Однако она не лежит на поверхности, большая часть информации может быть извлечена из карт только после их специального изучения, анализа.

Для проведения полного научного анализа геоботанических карт необходимо применение ряда специальных приемов. Существует довольно обширная литература по методическим вопросам составления геоботанических карт. Однако лишь незначительное число публикаций посвящено методическим вопросам анализа геоботанических карт. В отечественной геоботанической литературе их вообще нет, как нет и работ, построенных на последовательном применении системы приемов анализа карт. За рубежом этим вопросам уделяется больше внимания, хотя методическая сторона и там отстает. Важность анализа тематических карт и необходимость разработки его методики давно подчеркивают многие картографы; применительно к картам растительности об этом пишут Рей (Rey, 1957), Емберже и Лонг (Emberger, Long, 1962), Дельпу (Delpoux, 1967), В. Б. Сочава (1970а, б, 1971а), Кюхлер (1971).

В данной работе мы попытались сделать обзор приемов анализа геоботанических карт в научных целях, т. е. для углубленного и всестороннего изучения растительности. Здесь мы в определенной системе показываем, какие из приемов анализа карт уже используются (и у геоботаников имеются определенные навыки в этой области). На основе анализа литературы по смежным отраслям тематической картографии и своего опыта мы предлагаем некоторые новые для геоботанической картографии приемы, которые со временем могут стать эффективными средствами получения новой картографической информации из уже имеющихся геоботанических карт. Оговорим, что в данной работе не рассматриваются вопросы использования геоботанических карт в прикладных целях.

Работа построена на изучении в основном отечественной литературы. В ней мы не стремились к полному охвату всех работ, где использованы те или иные приемы анализа карт (хотя и постарались возможно полнее учесть относящиеся к этому вопросу публикации). На важность освещения в обзорах того, как используется тематическая карта, особенно в качестве средства научного анализа, обратил внимание председатель Международной комиссии по тематическим картам Сочава (1970а, 1971б) в своем докладе в Стрезе (Италия).

Опираясь на выделенные К. А. Салищевым (1968, 1971) группы приемов, на разработки в этой области А. М. Берлянта (1966а, б, 1971а)

и на личный опыт, мы составили первую для геоботаники и пока еще предварительную систему приемов анализа геоботанических карт (см. таблицу). Она состоит из пяти крупных разделов, соответствующих методам, применяемым при анализе карт. В отличие от перечня Салищева мы объединили в один раздел математического метода выделяемые им группы приемов — математико-статистическую и математического моделирования. Методы в таблице расположены в порядке их возникновения и степени применяемости в геоботанике. Одновременно выдерживается и единый ряд по возрастанию сложности приемов анализа, вместе с тем это и ряд возрастания экономности объема итоговой информации.

Для каждого метода приведены ступени его детализации: группы приемов, подгруппы приемов, приемы анализа. В последней графе дан предварительный перечень технических приемов анализа карт растительности. Со временем этот перечень должен значительно пополниться.

Визуальный метод анализа карты растительности или визуальное чтение и описание карты, т. е. непосредственный анализ размещения и пространственных взаимосвязей растительных сообществ, отраженных на геоботанической карте (без переработки картографического изображения растительности). Это наиболее старый и широко распространенный способ анализа карты.

Можно выделить две группы приемов визуального анализа: анализ одной геоботанической карты, совместный анализ геоботанической карты и других карт природы.

На визуальный анализ одной геоботанической карты приходится основная часть накопленного геоботаниками опыта по применению карты как орудия исследования. Примеров его в геоботанической литературе множество. Прежде всего это *пояснительные тексты* к картам растительности, включающие как дополнительные (к легенде) сведения о составе закартированных подразделений, так и об их распространении (в значительной мере снятые с карты). Можно выделить три типа пояснительных текстов (заметим, что они далеко не всегда называются прямо пояснительными текстами).

1) Пояснительные тексты, содержащие изложение методических вопросов составления карты, принципов, положенных в основу ее легенды, способов оформления и некоторых наиболее существенных географических выводов. Этот тип пояснительных текстов можно назвать картографическим. В данной работе он не учитывался; здесь нами рассмотрены только пояснительные тексты с фитоценологическим и фитогеографическим содержанием (в ряде из них имеется изложение особенностей составления карты, но в большинстве этого нет).

2) Пояснительные тексты, в которых подразделения легенды описываются с фитоценологических позиций друг за другом, в основном в порядке их нумерации на карте. Это собственно пояснительные фитоценологические тексты. В большинстве своем они содержат сведения о более дробных единицах растительного покрова, входящих в закартированные подразделения.

В 20-е и 30-е годы (отчасти и в 40-е) в СССР в связи с накоплением материалов для среднемасштабного картографирования, инициатором которого был Н. И. Кузнецов, появилась серия крупномасштабных карт с подробными пояснительными текстами к ним, обычно с приведением конкретных описаний закартированных сообществ (Лавренко и Порецький, 1928; Зедельмейер, 1931; Поплавская, 1934; Никольский и Изотов, 1936; Соколова, 1936; К. Солоневич и Н. Солоневич, 1936; Любимова, 1937; Афанасьев, 1940; Поварницын, 1940). В настоящее время этот тип пояснительных текстов к крупномасштабным картам использован В. В. Липатовой (1699) при картографировании растительности в бассейне Амура, Ю. О. Медведевым (1969) при картографировании растительности в бассейне Ангары и некоторыми другими исследователями.

По мере развития геоботанического картографирования появился (в основном в послевоенные годы) ряд пояснительных текстов к средне- и мелкомасштабным картам растительности, изданных отдельно или приведенных в монографиях и сборниках (Пояснительный текст к карте растительности СССР, 1941; Гранитов, 1950; Карта растительности европейской части СССР, 1950; Леонтьев, 1955; Растительный покров

Система приемов анализа геоботанических карт

Методы	Группы приемов	Подгруппы приемов	Приемы
Визуальный	Визуальный анализ геоботанической карты	Создание пояснительных текстов	Составление пояснительных фитоценологических текстов » » текстов-очерков
		Создание очерков растительности	Создание очерков-пересказов карты » » с использованием карты в тексте » » по карте, но без приложения карты
	Визуальный анализ геоботанической карты в сопоставлении ее с другими картами	Сопоставление с картами природы разного содержания	Сопоставление с орографическими картами » с геологическими » » с геоморфологическими » » с климатическими » » с почвенными » » с ландшафтными » » с зоогеографическими » Совместный анализ сопряженных карт природы
		Сопоставление разновременных геоботанических карт	Сравнение карт, составленных в разное время и разными авторами Сравнение карт, составленных одновременно, но для разных моментов времени
		Сопоставление с социально-экономическими и историческими картами	Сопоставление с экономическими картами » с картами населения » с историческими картами
Трансформации карты	Создание производных карт растительности	Создание интегральных карт	Составление карт восстановленной (коренной) растительности » » геоботанического районирования » » потенциальной растительности
		Создание аналитических карт	Составление карт с выборкой контуров одного или нескольких подразделений легенды Составление карт с выборкой контуров и объединением нескольких подразделений легенды Составление карт со специальной выборкой части контуров

Продолжение

Методы	Группы приемов	Подгруппы приемов	Приемы
Трансформации карты	Создание производных карт растительности	Переоформление карты по новой шкале	Переоформление карты для подчеркивания связи ныне существующей растительности с коренной Переоформление карты для подчеркивания тех или иных закономерностей ныне существующей растительности
		Трансформация карты с перестройкой легенды и шкалы с учетом факторов среды	Трансформация геоботанической карты в ландшафтно-геоботаническую » » » в геолого-геоботаническую » » » в почвенно-геоботаническую » » » в геоморфолого-геоботаническую
Картометрический	Измерения площадей		Сплошное измерение площадей контуров всех закартированных подразделений по всей карте Сплошное измерение площадей контуров всех закартированных подразделений в границах районов или других территориальных единиц Выборочное измерение площадей контуров некоторых подразделений легенды
Графический	Создание качественных графических построений	Построение профилей	Построение конкретных профилей » обобщенных »
	Создание количественных графических построений	Создание построений в масштабе основной карты или в более мелком	Построение картограмм » картодиаграмм » блок-диаграмм
		Создание построений в произвольном масштабе	Построение диаграмм (линейных, площадных, объемных, роз-диаграмм) Построение графиков
Математический	Математико-статистическая Математического моделирования		

СССР, 1956; Колесников и др., 1959; Семенова-Тян-Шанская, 1960; Борисова и др., 1961; Чиликина и Шифферс, 1962; Т. Исаченко, 1965б; Ильина, 1968; Растительный покров Белоруссии, 1969; Бочанцев и др., 1970; Сафронова, 1971). В некоторых пояснительных текстах этого типа дана лишь характеристика крупных разделов легенды (Алехин, 1930а, б).

3) Пояснительные тексты, в которых обычно закартированные подразделения растительного покрова описываются различно, чаще более подробно, чем в предыдущем типе, и нередко в ином порядке, чем они расположены в шкале карты; это пояснительные тексты-очерки (Кузнецов, 1928; Коровин, 1934; Цинзерлинг, 1935; Королева, 1940; Рубцов, 1948; Шифферс, 1951, 1953; Кубанская, 1956; Карпенко, 1958; Куминова, 1960; Растительность степей Северного Казахстана, 1961; Игошина, 1964; очерки растительности подзон и стационаров в кн.: «Растительные сообщества. . .», 1969; Норин и др., 1971).

Помимо пояснительных текстов к геоботаническим картам в результате их визуального анализа создаются очерки растительности определенных территорий — очень распространенный вид геоботанической литературы. Это или пересказы карты, или очерки с ее использованием; к таким публикациям карта прилагается и в них часто цитируется (К. Солоневич, 1934; Сочава и др., 1953; Выходцев, 1956; Максимова, 1957; Сочава, 1958а; Белов, 1963; Грибова, 1969; Карпенко, 1969, и др.).

Некоторые очерки строятся на анализе карты, с использованием материалов, положенных в ее основу, но по тем или иным причинам карты не публикуются и ссылок на них не делается. Таковы, например, очерки растительности отдельных районов юга Дальнего Востока, выполненные Г. Э. Куренцовой (1962, 1965, 1967, 1968), а также Г. Э. Куренцовой и И. Т. Ивановой (1963). Разработанные ими карты вошли составной частью в «Карту растительности бассейна Амура» (Амурская тайга, 1969).

Иногда практикуется изложение материала о растительном покрове, накопленного в процессе составления геоботанической карты, с приложением карты к очерку, но с малым ее использованием в тексте. Это является чаще всего следствием недооценки карты как орудия исследования растительности и неумения использовать ее в этих целях. Здесь уже говорить об анализе карты не приходится.

Второй, но не менее важной группой приемов визуального анализа является **анализ геоботанической карты в сопоставлении ее с другими картами** (природы, хозяйства, населения). При таком анализе карт выявляется полное или неполное совпадение двух или нескольких показателей, обратное соотношение, смещение одного явления относительно другого и т. д.

Наиболее распространено сопоставление геоботанической карты с картами природы разного содержания, обычно разномасштабными и в разное время составленными. В качестве отдельных приемов анализа могут рассматриваться сопоставления геоботанической карты с каждой из карт основных компонентов природы (рельефа, подстилающих пород, почв, климата, животного населения), а также с ландшафтными. Примеры таких сопоставлений есть в работах некоторых геоботаников (Карпенко, 1960, 1964, 1969; Лукичева, 1963).

Самостоятельным приемом анализа является совместный анализ сопряженных карт природы. Он стал возможен только при постановке работ по комплексному картографированию природы при выполнении комплексных экспедиционных исследований, а также при составлении серий мелкомасштабных карт природы или наборов карт, помещаемых в комплексных и тематических атласах. Анализ геоботанических карт при таких исследованиях обогащается дополнительными сведениями и более глубокими заключениями (Любимова, 1937; Цаценкин, 1957; Броцкий и др., 1958; Бузлукова и др., 1964; Т. Исаченко, 1965а; Липатова, 1969; Медведев, 1969; Крауклис и Медведев, 1970; Сафиуллин, 1970).

Сопоставление разновременных геоботанических карт, т. е. карт (согласно Берлянту, 1971а), составленных

и изданных в разные годы или составленных одновременно, но фиксирующих состояния растительности в разные моменты времени. Эти приемы помогают изучать динамику растительного покрова. При этом могут быть выявлены самые различные изменения: смена одних сообществ другими, смена естественной растительности культурной и наоборот, направление смен, величина изменений; выделяются и устойчивые явления. По мнению Берлянта (1971а), анализ разновременных карт по сути своей приближается к методам инструментальных наблюдений за изменениями явлений. Пока в геоботанике эти приемы имеют крайне ограниченное применение в силу трудоемкости и недостатка картографических данных по многим районам страны за прошлые десятилетия, а тем более века. Можно в этой связи назвать работы А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1957), Л. Е. Сетунской (1955), Л. Р. Лаасимер (1965), Кюхлера (Küchler, 1969), Б. А. Богоявленского (1970).

Понятно, что при сравнении разновременных карт лучше всего сопоставлять карты, составленные на единых научных принципах, с одинаковой детальностью, в одном или близких масштабах, но это не всегда удается. При сопоставлении различных по принципам, детальности и масштабам карт требуется оценка точности карт. В итоге одни элементы на разновременных картах могут быть уверенно сопоставлены, а другие вовсе не могут быть сопоставлены.

Третья подгруппа приемов — сопоставление геоботанических карт с различными социально-экономическими и историческими картами и схемами. Это в первую очередь сопоставление с картами населения одной и той же территории в различные исторические периоды (ценная сводка таких карт сделана А. И. Преображенским, 1954), с историческими картами, отражающими периоды войн, интервенции, экономической разрухи, их длительность, что позволяет судить о периодах, степени и направлениях воздействия человека на окружающую природу и т. п. Такие сопоставления для нашей страны нам неизвестны, однако мы убеждены, что они могли бы пролить свет на многие особенности растительного покрова конкретных территорий: на степень его сохранности, степень антропогенного воздействия, объяснить причины длительного существования некоторых антропогенных сообществ и т. д.

Подводя итоги использования визуального анализа геоботанических карт, следует отметить, что он в сопровождении научного описания, будучи самым старым из всех групп приемов анализа, не утрачивает своей ценности и в настоящее время. Являясь качественным способом характеристики растительного покрова, он может дать общее представление об изучаемой растительности и позволяет сделать выводы синтетического характера. Другие методы анализа, характеризуемые ниже, — более точные, дающие, как правило, детальную и углубленную характеристику какой-либо особенности растительного покрова. Поэтому визуальный анализ широко используется для общего ознакомления с растительностью, с особенностями ее пространственного размещения в связи с другими природными, социально-экономическими и историческими факторами. Визуальный анализ не только не утрачивает своего значения, но и расширяет область своего применения: он особенно перспективен при комплексном картографировании.

Вторым по значению в современной геоботанической картографии методом анализа карт является **метод их трансформации**, преобразования. Он предполагает переработку геоботанической карты для получения производных картографических изображений (карт и схем) с целью углубленного анализа тех или иных особенностей растительного покрова. Производными картографическими изображениями вслед за Салищевым (1968) мы считаем только те, которые специально выполняются для проведения анализа растительности с определенными научными (и практическими) целями. В противном случае понятие анализа геоботанических карт надо было бы расширить, распространив его

и на часть картосоставительных процессов — на составление карт по собственно картографическим источникам. Составление карт районирования на основе типологической карты включено в этот раздел с некоторой натяжкой; тем не менее мы это сознательно делаем, считая, что выполнением карты геоботанического районирования должна завершаться работа геоботаника-картографа по анализу геоботанической карты.

Следует отметить, что современная геоботаническая карта достаточно сложна, так что на ней визуальным путем обычно трудно проследить распространение отдельного интересующего нас в данный момент подразделения растительности. Особенно остро это проявляется, когда надо сравнивать геоботаническую карту с другими картами. Поэтому в качестве почти обязательного звена, значительно облегчающего работу по анализу карты, выступает **составление набора производных карт.** Мы различаем четыре группы производных карт: интегральные, составляемые путем генерализации всего содержания исходной карты; аналитические (дифференциальные), составляемые путем вычленения (а иногда и расчленения) каких-либо элементов основной карты; варианты карты, выполненные по принципиально новой шкале без изменения содержания легенды; варианты карты, выполненные с перестройкой и легенды и шкалы с учетом факторов среды.

Из числа интегральных производных карт можно назвать карты коренного или восстановленного растительного покрова, существовавшего в доагрикультурный период, геоботанического районирования и потенциальной растительности, которая сложится на данной территории, если прекратить антропогенное воздействие. Работу над каждой из них мы рассматриваем как особый прием анализа карты. Эти карты, за исключением карты восстановленной растительности, требуют для своего составления привлечения в большей или меньшей степени дополнительных материалов. Обычно этими материалами располагает автор карты и использует их при ее составлении и на первых этапах анализа. Из перечисленных видов интегральных карт наиболее широко распространенными являются карты восстановленного растительного покрова и геоботанического районирования. И те и другие могут составляться и без использования типологических карт, однако теперь уже не надо доказывать, что обоснованность и достоверность их зависит от того, привлекалась ли для их составления геоботаническая карта или нет. Примеры карт восстановленного растительного покрова, составленных на основе геоботанической карты, есть в работах В. Б. Сочавы (1958г, 1969), М. П. Галениеце (1959), А. С. Карпенко (1960, 1964), Л. Р. Лаасимер (1965), В. Я. Балаганова (1970).

Необходимость использования геоботанической карты для проведения районирования отмечали еще в 20-е годы В. В. Алехин (1924) и Б. М. Козо-Полянский (1925). Однако широко оно стало практиковаться значительно позже. В первую очередь следует назвать капитальный труд «Геоботаническое районирование СССР» (1947), основанный на использовании «Карты растительности СССР м. 1 : 5 000 000». По отдельным республикам и областям аналогичные работы осуществляются по мере создания региональных средне- и мелкомасштабных геоботанических карт (Рубцов, 1948; Шифферс, 1951; Темноев, 1956; Сочава и др., 1960; Чиликина и Шифферс, 1962; Лаасимер, 1962; Куминова и др., 1963; Карамышева и Рачковская, 1963, 1966, 1969; Абрамова и Козлова, 1964; Т. Исаченко, 1965б; Куминова, 1970).

Карты потенциальной растительности у нас практически пока не составляются. Мнение Кюхлера (Küchler, 1967) о том, что советские геоботанические карты в основном являются картами потенциальной растительности, ошибочно. Могут быть названы лишь две карты потенциальной растительности для небольших участков Средней Сибири, составленные на основе карт современной растительности Балагановым (1970) и Ю. О. Медведевым (карта не опубликована).

Дифференциальные (аналитические) производные карты в отличие от интегральных имеют сугубо служебный, подсобный характер и показывают растительность не всей территории, а отражают ее выборочно, помогая детально рассмотреть при анализе карты ее составные части или элементы.

Вообще понятие аналитических карт значительно шире и относится не только к производным картам, а охватывает весь набор карт, на которых растительность расчленена на составные части или выделены ее отдельные признаки для более тщательного их изучения. Аналитические карты могут не только составляться на основе геоботанической универсальной карты, но и предварять ее составление, обобщая всю имеющуюся к началу картосоставления информацию (Е. Лавренко, 1968). Примеры таких аналитических карт есть в ряде работ (Сакс, 1955; Семенова-Тян-Шанская, 1957; Полуяхтов, 1958; Ниценко, 1958, 1960а, б; Манько и Розенберг, 1967; Медведев, 1969; Крауклис и Медведев, 1970; Козьяков, 1970; Н. Лавренко, 1970).

В данной работе мы рассматриваем только производные аналитические карты, так как только они и работы по их выполнению входят в круг приемов анализа карт. Они стали составляться в нашей стране лишь в последние 15—20 лет и быстро завоевали прочное место среди приемов анализа карт. За рубежом они используются шире (Emberger, Long, 1962; Фосберг, 1967; Küchler, 1967; Witt, 1967, и др.). Иногда применительно к аналитическим картам говорят о послойных картах (Küchler, 1967), о методе фильтров (Forbes, 1969); можно также вслед за Берлянтом (1966а, 1969, 1971а) говорить о разложении картографического изображения растительного покрова на составляющие части, характеризующие его различные природные и антропогенные связи.

Можно выделить три вида аналитических производных карт (работа над каждым из них рассматривается как самостоятельный прием анализа типологической карты).

1) Карты с выборкой контуров одного или нескольких подразделений легенды типологической карты (Сочава, 1953, 1956; Куминова, 1960; Т. Исаченко, 1965б; Белов, 1969), а также многочисленные карты и картосхемы сохранности лесов и освоенности территорий в атласах и в виде карт-врезок.

2) Карты с выборкой и объединением нескольких подразделений легенды. Это чаще всего карты элементов восстановленного покрова (Куминова, 1960; Станюкович, 1960; Карпенко, 1964; Сочава, 1967, 1969; Манько и Розенберг, 1967).

3) Карты со специальной выборкой части контуров одного подразделения легенды и, в случае надобности, с группированием контуров разных подразделений легенды исходной карты согласно цели работы. К числу их могут быть отнесены карты, показывающие распределение некоторых сообществ севернее или южнее какого-то рубежа; сообществ, приуроченных к определенным местообитаниям (например, плакорам); сообществ, подлежащих охране и т. д. (Пояснительный текст к карте растительности СССР, 1941; Сочава и Лукичева, 1953; Максимова, 1957; Карпенко, 1960).

Большой набор аналитических карт представлен в «Растительном покрове СССР» (1956) и в монографии о растительности Эстонии Лаасимер (1965).

Роль аналитических производных карт будет возрастать по мере развития анализа геоботанических карт.

Иногда бывает необходима трансформация геоботанической карты в варианты ее, подчеркивающие определенные особенности растительного покрова или связи его с факторами среды; эта трансформация осуществляется без (или почти без) генерализации или расчленения содержания карты. Выделяем два случая: 1) *переоформление карты по новой шкале*; 2) *переоформление карты с перестройкой и легенды, и шкалы*.

В первом случае существенные изменения в легенду не вносятся (возможны перестановки подразделений), но несколько изменяется шкала условных обозначений. Этот прием позволяет выделить особо, оттенить некоторые подразделения растительного покрова, которые на универсальной типологической карте показаны различиями второго и третьего порядка. Например, на основной геоботанической карте красочно-штриховые обозначения сделаны таким образом, что на ней в первую очередь читаются закономерности коренного растительного покрова, а закономерности, связанные с антропогенным воздействием, прослеживаются менее ярко на их фоне. Для того чтобы можно было четко выявить и изучать особенности размещения ныне существующей растительности, независимо от ее генезиса, надо выполнить специальный вариант геоботанической карты, соответственно подобрав красочно-штриховые обозначения.

Опубликованных примеров такой трансформации геоботанических карт мы привести не можем; однако известно, что геоботаники и специалисты других отраслей, использующие геоботанические карты для своих целей, в рабочем порядке нередко прибегают к этому приему.

Переоформление карты с перестройкой как ее легенды, так и шкалы осуществляют, если в геоботаническую карту привносится в процессе ее анализа дополнительное содержание по одному или нескольким факторам природной среды. В этом случае ее легенда и шкала перестраиваются, некоторые подразделения объединяются с учетом этих факторов. Такие карты могут быть названы ландшафтно-геоботаническими, геолого-геоботаническими, геоморфолого-геоботаническими и т. д. Примеры такого способа анализа геоботанических карт можно найти в работах А. Н. Лукичевой (1963, 1970), А. Н. Лукичевой и Д. Н. Сабурова (1969), Ю. О. Медведева (1969, 1971).

Зрительного изучения карты и применения различных способов ее трансформации нередко бывает недостаточно для характеристики закартированной растительности. Это особенно отчетливо выступает, когда бывает необходимо определить площади, занятые теми или иными подразделениями растительности, или другие показатели. Конечно, некоторые прикидки можно сделать и глазомерно, но, как показало специальное исследование (Бочаров и Николаев, 1957), результаты глазомерной оценки расстояний и линейных размеров могут отличаться от действительности на 300%. Вот почему во многих случаях при работе с картой неизбежны измерения изображенных на ней контуров, т. е. проведение картометрирования.

Картометрический метод позволяет получить различные количественные пространственные характеристики закартированных подразделений растительного покрова. В этот раздел работ входят непосредственные измерения по карте, их последующая вычислительная обработка, оценка точности полученных результатов и, наконец, анализ итоговых данных. Картометрические работы предполагают применение соответствующих приспособлений, инструментов и приборов с долей ручного труда или автоматических приборов. Точность этих работ зависит от емкости содержания карты, точности рисунка, применяемого способа изображения, целей, для которых ведутся измерения. Наиболее подробно и обоснованно теория и практика картометрических работ исследуется Н. М. Волковым (1950), Г. А. Гинзбург (1950, 1958), А. В. Масловым (1955), К. А. Салищевым (1963) и А. М. Берлянтом (1971а).

Могут потребоваться весьма различные измерения по геоботаническим картам: площадей, длин геоботанических границ, форм контуров, расстояний. Из них пока в отечественной геоботанической картографии используют только **измерения площадей**, хотя в силу трудоемкости и не так часто, как следовало бы.

Для измерений площадей по картам обычно используют тщательное планиметрирование, взвешивание или особые палетки. Эти традиционные способы становятся весьма трудоемкими при все возрастающей мелко-

контурности современных геоботанических карт. Может быть предложен другой, более легкий и достаточно строгий способ, еще не применявшийся в геоботанике. Сущность его изложена Берлянтом (1971а). В его основе лежит следующая закономерность: если на карту наложить сетку равномерно расположенных точек (расстояние между ними зависит от масштаба карты и точности предпринимаемых подсчетов площадей), то общее число точек, попавших в пределы каждого контура, будет прямо пропорционально величине его площади.

В зависимости от целей работы измерения площадей могут носить различный характер. В одних случаях необходимо сплошное измерение площадей всех закартированных подразделений растительного покрова по всей карте (Цаценкин, 1957; Сочава, 1958б, в, 1962; Бочанцев и др., 1970); в других случаях требуется сплошное измерение площадей всех контуров по подразделениям легенды, но в границах районов или других единиц районирования (Темноев, 1956; Куминова, 1960; Г. Козлова, 1966; Виноградов и др., 1969); в третьих случаях осуществляют выборочное измерение площадей контуров некоторых подразделений легенды (Карпенко, 1964). Эти данные могут публиковаться как в абсолютных величинах (Цаценкин, 1957, Сочава, 1958б, в, 1962; Виноградов и др., 1969), так и в относительных, например в виде доли участия площадей каждого подразделения легенды или их групп в сложении всего растительного покрова закартированной территории или ее частей (Темноев, 1956; Сочава, 1958в; Куминова, 1960; Куренцова, 1962; Карпенко, 1964; Г. Козлова, 1966, Зубарева, 1970). Результаты измерений могут также различно оформляться: в виде таблиц (Сочава, 1958б, в; Карпенко, 1964), в виде диаграмм (Куминова, 1960; Г. Козлова, 1966; Зубарева, 1970), в виде других графических построений — картограмм, графиков, а могут быть разбросаны по легенде или пояснительному тексту (Бочанцев и др., 1970).

Четвертым методом анализа геоботанических карт является **графический.** Он охватывает создание и исследование различных производных от карт некартографических графических построений — профилей, графиков, диаграмм и др. Его возможности очень велики и, мы думаем, со временем он станет обычным для исследователей карт, тем более, что различные графические построения органически присущи картографии, а при наличии результатов картометрирования они легко осуществимы. В этот метод включены две группы приемов анализа: создание качественных графических построений и создание количественных графических построений.

Качественные графические построения несут в основном только качественные сведения. Наибольшее применение среди них в работах геоботаников имеют профили. Большая часть их составляется на основе полевых материалов и значительно реже — на основе геоботанической карты (и тех материалов, которыми располагает автор). Именно этот последний случай нас и интересует в данной сводке.

Для анализа растительности с помощью карт строятся как конкретные профили, так и обобщенные. Как прием анализа геоботанической карты составление профилей наиболее полно разработано и применяется во французской школе картографии. Профили помещаются на полях листов французских карт растительности м. 1 : 200 000, составляемых Службой Международной карты растительности в Тулузе, для того чтобы облегчить пользующимся картой извлечение максимума нужных сведений. Специально вопросы составления конкретных профилей по карте и их значение рассмотрены Реем (Rey, 1957) на примере листа Перпиньян (Франция). По примеру французских коллег нами для анализа карты растительности бассейна Нижнего Амура (Карпенко, 1964) выполнено три конкретных профиля с фиксацией их на карте. Также ряд болотоведов широко использует при анализе карт растительности болотных систем и отдельных болот построение вертикальных профилей (разрезов) от современного растительного покрова через всю толщу торфа (Ронконен, 1959; Р. Козлова, 1959; Н. Солоневич, 1960; Tolonen, 1967; Юрковская, 1969).

Обобщенные профили, построенные на основе использования данных геоботанической карты, многочисленны в работах советских геоботаников, особенно при исследовании растительности горных территорий. Профили могут строиться одиночными и создаваться серии совмещенных профилей; кроме того, иногда строят так называемые структурные профили, на ко-

торых по вертикали наносятся несколько различных показателей. Два последних типа профилей удобны для анализа данных, полученных с карт разного содержания, что позволяет установить взаимосвязи и корреляции, проводить районирование с учетом ряда показателей.

Создание количественных графических построений предполагает использование количественных данных, полученных с помощью анализируемой карты, а также привлечение дополнительных цифровых сведений. Когда количественная информация заложена в легенду геоботанической карты, возможно создание количественных построений непосредственно по этим данным, без промежуточных операций. Однако таких геоботанических карт почти нет. Поэтому для создания количественных графических построений необходимы специальные измерения по геоботанической карте.

Некоторые количественные графические построения выполняются в масштабе основной карты или в более мелком (картограммы, блок-диаграммы, картодиаграммы); другие — в произвольном (условном) масштабе (графики, диаграммы).

Картограммы изображают на схематической карте количественные данные, относящиеся к определенной территории, например, природному или административному району. Картодиаграммы изображают те же сведения посредством серии диаграмм, т. е. это картограммы с диаграммными фигурами. Техника построения картограмм и картодиаграмм, их типы и случаи применения подробно изложены в книгах Н. Н. Баранского (1939) и А. Г. Исаченко (1958—1961).

Блок-диаграммы изображают земную поверхность при наклонном луче зрения. Они могут строиться способом профилей или способом одной точки перспективы (техника их построения изложена Салищевым, 1971). Составление по карте блок-диаграмм позволяет дать трехмерное изображение местности с учетом продольного и поперечного разрезов; это особенно удобно для изображения связи растительности с рельефом и геологическим строением территории. С этой точки зрения блок-диаграммы могут служить приемом сопоставления карт разного содержания.

Все эти три приема графического анализа карт растительности (так же, как и графики) еще не применяются, а если и встречаются в работах геоботаников, то вне связи с картами. Однако они нам представляются вполне перспективными для анализа и демонстрации ряда закономерностей растительности.

Диаграммы наглядно показывают соотношение между различными величинами. Среди них различают линейные, площадные, объемные и розы-диаграммы. Построение некоторых видов диаграмм использовано в ряде работ геоботаников при анализе карт (Куминова, 1960; Г. Козлова, 1966; Зубарева, 1970).

В общем слабое пока применение графических способов анализа геоботанических карт не соответствует их возможностям.

Математический анализ геоботанической карты. Следует различать (Берлянт, 1971а) использование математического аппарата при картометрических работах, когда математика служит для уточнения измерений и вычислений по картам, и собственно аналитические приемы, когда речь идет об аналитическом описании особенностей и закономерностей размещения подразделений растительного покрова.

Выделяются две группы приемов математического анализа: математико-статистическая и математического моделирования.

В настоящее время **математико-статистические приемы** анализа карт интенсивно развиваются в общей картографии и некоторых отраслях тематической картографии (Бочаров и Николаев, 1957; Robinson, Bryson, 1957; Мещеряков и Сетунская, 1960; Червяков, 1964; Бунге, 1967; Бочаров, 1971). Геоботаническая карта также может служить основанием для количественных оценок природных явлений, она заключает много показателей, которые могут быть подвергнуты статистической обработке (Сочава, 1968). Возможность применения статистического подхода к изу-

чению изображенных на карте подразделений растительного покрова связана с тем, что последние зависят от множества факторов и далеко не всегда с полной уверенностью можно назвать ведущий. Статистический анализ карты может дать эффективные результаты только в том случае, когда изучаются не отдельные контуры, а большое их количество. Он может вскрыть в пестрой картине растительности, положенной на карту, статистическую связь и тем самым свидетельствовать о наличии причинных связей в растительном покрове. В этом отношении очень интересная методическая работа проделана в области геологической картографии Ю. А. Мещеряковым и Л. Е. Сетунской (1960).

Принципиальная возможность применения приемов **математического моделирования** при анализе геоботанических карт, так же как и других тематических карт (Берлянт, 1971а), заключается в том, что многие явления и процессы в растительном покрове, изображаемые на геоботанических картах, либо связаны функциональными зависимостями между собой, либо являются функциями времени и пространства. Хотя эти зависимости чрезвычайно многообразны, сложны и не всегда достаточно изучены, тем не менее (со временем) их, вероятно, удастся упростить, абстрагируясь от усложняющих свойств и малосущественных связей. В результате могут быть выявлены главные зависимости, которые будут представлены в виде функций, т. е. описаны математически. В этом случае принято говорить о создании пространственной математической модели (в данном случае какой-то особенности растительного покрова), исходные данные для которой почерпнуты с карты. Этот подход развивается в климатологии, океанологии, геоморфологии.

Заключение

Проведенное исследование показало, что в отечественной геоботанике недооценивается значение геоботанических карт, особенно мелко- и среднемасштабных, как орудия исследования. Это в значительной мере связано со слабым развитием методики анализа геоботанических карт.

Мы предприняли первую в геоботанике попытку свести воедино (см. таблицу) приемы, которые так или иначе уже используются при анализе геоботанических карт; мы перечислили также некоторое количество приемов, которые еще не используются геоботаниками, но нашли применение в других отраслях тематической картографии и, по нашему мнению, могут обогатить арсенал приемов анализа геоботанических карт. Приведенная система приемов анализа в дальнейшем может быть усовершенствована, уточнена и пополнена новыми приемами.

ЛИТЕРАТУРА

А б р а м о в а Т. Г. и Г. И. К о з л о в а. (1964). Геоботаническое районирование Вологодской области. Бот. ж., 49, 10. — А л е х и н В. В. (1924). Зональная и экстразональная растительность Курской губернии и отношение ее к вопросу о разделении губернии на естественные районы. Почвоведение, нов. сер., год 19, № 1—2. — А л е х и н В. В. (1930а). Карта растительности Европейской части СССР. М. 1 : 7 000 000. Кратк. объяснит. текст. В кн.: Атлас промышленности СССР, V, Л. — А л е х и н В. В. (1930б). Карта растительности Азиатской части СССР. М. 1 : 16 000 000. Кратк. объяснит. текст. В кн.: Атлас промышленности СССР, V. — А м у р с к а я т а й г а (комплексные ботанические исследования). (1969).— А ф а н а с ь е в К. С. (1940). Очерк растительности Гармского и степных частей Ромитского, Комсомолабадского и Тавильдаринского районов Таджикистана. В кн.: Растительность Таджикистана и ее освоение. Тр. Тадж. базы АН СССР, VIII, М.—Л. — Б а л а г а н о в В. Я. (1970). Показ динамики лесной растительности на геоботанических картах. В сб.: Крупномасштабное картографирование растительности. — Б а р а н с к и й Н. Н. (1939). Экономическая картография, I. — Б е л о в А. В. (1963). К географии темнохвойной тайги Ангаро-Ленского междуречья. Бот. ж., 48, 1. — Б е л о в А. В. (1969). Карта растительности южной тайги Средней Сибири и опыт ее анализа. В сб.: Геоботаническое картографирование. 1969. — Б е р л я н т А. М. (1966а). Картографические методы изучения новейшей тектоники и их классификация. Изв. АН СССР, сер. геогр., 2. — Б е р л я н т А. М. (1966б). Картографические методы изучения новейших тектонических движений. Автореф. канд. дисс. — Б е р л я н т А. М. (1969). Карты

фоновых и остаточных поверхностей и их применение в географических исследованиях. Вестн. МГУ, сер. геогр., 4. — Берлянт А. М. (1971а). Картографический метод исследования природных явлений (тексты лекций).— Берлянт А. М. (1971б). Вопросы теории использования карт в математико-географических исследованиях В сб.: Математические методы в географии. — Берлянт А. М. (1971 в). Вопросы теории использования карт в научном исследовании. Вестн. МГУ, сер. геогр., 4. — Богоявленский Б. А. (1970). Растительные индикаторы при картографическом методе географических исследований (на примере дельты р. Селенги). В сб.: Крупномасштабное картографирование растительности. — Борисова И. В., Т. И. Исаченко, А. В. Калинина, З. В. Карамышева и Е. И. Рачковская. (1961). Пояснительный текст к карте растительности Северного Казахстана в м. 1 : 1 500 000. В кн.: Пояснительный текст к картам геоморфологической, растительности и природного районирования Целинного края Северного Казахстана. — (Бочанцев В., Г. Каленов, Ю. Мирошниченко, Н. Пельт, Л. Родин, Б. Виноградов) Botschantzev V., H. Kalénov, Ju. Mirochnitchenko, N. Pelt, L. Rodin, B. Vinogradov. (1970). Etudes géobotaniques des pâturages du secteur ouest du départment de Médéa de la République Algérienne Démocratique et populaire. 1-e partie (textes). Leningrad. — Бочаров М. К. (1971). Методы математической статистики в географии. — Бочаров М. К. и С. А. Николаев. (1957). Математико-статистические методы в картографии. — Броцкий Ю. З., А. Ф. Воронина, В. А. Николаев, Г. И. Рычагов, З. Г. Рябцева, С. А. Тюрденева, И. А. Цаценкин. (1958). О методах полевого комплексного физико-географического картографирования. Вопросы географии. Сб. 42. Картография. — Бузлукова Е. И., А. А. Горшкова, С. А. Коляго, Н. В. Некипелов, Г. А. Попов, В. А. Фриш, В. П. Чичагов. (1964). Группа урочищ Алкучанского Говина. В кн.: Алкучанский Говин (опыт стационарного изучения степного ландшафта). — Бунге В. (1967). Теоретическая география. — (Виноградов Б. В., Г. С. Каленов, Л. Е. Родин) Vinogradov B. V., H. S. Kalenov, L. E. Rodin. (1969). Carte geobotanique de la partie occidentale du département Médéa, Algérie. Echelle: 1 : 200 000. Leningrad. — Волков Н. М. (1950). Принципы и методы картометрии. — Выходцев И. В. (1956). Растительность пастбищ и сенокосов Киргизской ССР. — Галениеце М. П. (1959). Геоботаническая карта Латвийской ССР. В сб.: Растительность Латвийской ССР, II. (Тр. Инст. биол. АН Латв. ССР, VIII). — Геоботаническое районирование СССР. (1947). Тр. Комисс. по естественноисторич. районированию СССР, II, 2. — Гинзбург Г. А. (1950). Об определении расстояний по мелкомасштабным картам. Вопросы географии. Сб. 22. Картография. — Гинзбург Г. А. (1958). Пособие по измерениям на мелкомасштабных картах. Тр. Центральн. н.-и. инст. геодезии, аэрофотосъемки и картографии, 119. — Гранитов И. И. (1950). Карта растительности юго-западных Кызыл-Кумов. Тр. Среднеазиатск. гос. унив., нов. сер., 19. Биол. науки, кн. 8. — Грибова С. А. (1969). Главнейшие черты растительного покрова западной части Амурской области. В сб.: Амурская тайга (комплексные ботанические исследования). — Зедельмейер О. М. (1931). Отчет о геоботаническом исследовании юго-восточного и южного берегов озера Севан летом 1928 года. В кн.: Бассейн озера Севан (Гокча), 2, 2. Л. — Зубарева Р. С. (1970). Опыт картографирования леса на Среднем Урале. В сб.: Крупномасштабное картографирование растительности. — Игошина К. Н. (1964). Растительность Урала Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 16. — Ильина И. С. (1968). Картографирование растительности поймы р. Оби на отрезке Ханты-Мансийск—Нижневартовское. Докл. Инст. географии Сибири и Дальнего Востока, 17. — Исаченко А. Г. (1958—1960—1961). Физико-географическое картографирование. Ч. I, II, III. — Исаченко Т. И. (1965а). Опыт картографирования динамики степной растительности. В сб.: Геоботаническое картографирование. 1965. — Исаченко Т. И. (1965б). Растительность Амуро-Зейского междуречья. Сибирский географический сборник, 4. — Карамышева З. В. и Е. И. Рачковская. (1963). Некоторые закономерности в распределении растительности западной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Бот. ж., 48, 10. — Карамышева З. В. и Е. И. Рачковская. (1966). О ботанико-географическом районировании степной части Центрально-Казахстанского мелкосопочника. Бот. ж., 51, 10.— Карамышева З. В., Е. И. Рачковская (при участии Н. Г. Кириченко). (1969). Геоботаническое районирование. В кн.: Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. I. Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. — Карпенко А. С. (1958). Основные закономерности растительного покрова Индигирской низменности. Бот. ж., 43, 1. — Карпенко А. С. (1960). Особенности растительного покрова Псковской области в связи с основными факторами географической среды. Бот. ж., 45, 5. — Карпенко А. С. (1964). География растительного покрова бассейна Нижнего Амура. Бот. ж., 49, 10. — Карпенко А. С. (1969). Основные закономерности растительного покрова нижней части бассейна Амгуни. В сб.: Амурская тайга (комплексные ботанические исследования). — Карта растительности Европейской части СССР м. 1 : 2 500 000. (1950). Пояснительный текст. Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. — Козлова Г. И. (1966). Некоторые методические вопросы геоботанического районирования на основе картирования таежной территории. В сб.: Геоботаническое картографирование. 1966. — Козлова Р. П. (1959). Болотные массивы сточных котловин слабо расчлененного моренного ландшафта б. Тунгудского района. Тр. Карельск. ФАН СССР, XV. Торфяные болота Карелии. —

Козо-Полянский Б. М. (1925). Сводная геоботаническая карта Центрально-Черноземной области в связи с разделением на районы. В сб.: Матер. по районир. Центрально-Черноземн. обл., 2. — Козьяков С. Н. (1970). Многослойные карты состава древостоев и их использование в геоботанических целях. В сб.: Крупномасштабное картографирование растительности.— Колесников Б. П., Г. Э. Куренцова, И. Т. Иванова, Т. П. Покровская, Д. П. Воробьев, В. А. Розенберг. (1959). Итоги геоботанического картографирования Советского Приморья. В кн.: Биологические ресурсы Дальнего Востока. — Коровин Е. П. (1934). Растительность Средней Азии и южного Казахстана. — Королева А. С. (1940). Очерк растительности центральной части южного склона Гиссарского хребта и ее естественные кормовые ресурсы. В кн.: Растительность Таджикистана и ее освоение. Тр. Таджикистанск. базы АН СССР, VIII. — Крауклис А. А., Ю. О. Медведев. (1970). Опыт сопряженного геоботанического и ландшафтного картографирования в крупном масштабе. В сб.: Крупномасштабное картографирование растительности. Кубанская З. В. (1956). Растительность и кормовые ресурсы пустыни Бет-Пак-Далы. Алма-Ата. — Кузнецов Н. И. (1928). Геоботаническая карта Европейской части СССР в м. 1 : 1 050 000. Лист 14. Краткая пояснительная записка. Л. — Куминова А. В. (1960). Растительный покров Алтая. — Куминова А. В. (1970). Дробное геоботаническое районирование горнотаежных территорий (на примере восточной части Западного Саяна). Докл. Инст. географ. Сибири и Дальн. Востока, 25. — Куминова А. В., Т. В. Вагина, Е. И. Лапшина. (1963). Геоботаническое районирование юго-востока Западно-Сибирской низменности. Тр. Центральн. Сибирск. Бот. сада, 6.— Куренцова Г. Э. (1962). Растительность Приханкайской равнины и окружающих предгорий. — Куренцова Г. Э. (1965). Растительный покров Приуссурийской части бассейна Среднего Амура. — Куренцова Г. Э. (1967). Очерк растительности Еврейской автономной области. — Куренцова Г. Э. (1968). Растительность Приморского края. — Куренцова Г. Э., И. Т. Иванова. (1963). Растительность и природное районирование правобережья Среднего Амура. Сообщения Дальневосточного филиала СО АН СССР, 17. — Кюхлер А. В. (1971). Карты растительности, их значение и использование: критический анализ. В сб.: Геоботаническое картографирование. 1971. — Лаасимер Л. Р. (1962). Вопросы геоботанического районирования и картографирования в связи с сельскохозяйственным районированием. В сб.: Принципы и методы геоботанического картографирования. — (Лаасимер Л. Р.) Laasimer L. (1965). Eesti NSV taimkate. Tallinn. — Лавренко Е. М. (1968). Об очередных задачах изучения географии растительного покрова в связи с ботанико-географическим районированием СССР. В сб.: Основные проблемы современной геоботаники. — Лавренко Э., А. Порецький. (1928). Рослинність Челбаського і Іванівського масивів та Кинбурнської коси Нижнэ-Дніпровських пісків. Харків. — Лавренко Н. Н. (1970). Особенности растительного покрова Омской области. Докл. Инст. географ. Сибири и Дальнего Востока. 27. — Леонтьев В. Л. (1955). Некоторые особенности лесов Калининградской области. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 10. — Липатова В. В. (1969). Растительные ассоциации подзоны широколиственно-хвойных лесов (на примере ключевых участков). В сб.: Амурская тайга. (Комплексные ботанические исследования). — Лукичева А. Н. (1963). Растительность северо-запада Якутии и ее связь с геологическим строением местности. — Лукичева А. Н. (1970). Методика геоботанического картографирования в условиях севера Средней Сибири. В сб.: Крупномасштабное картографирование растительности. — Лукичева А. Н., Д. Н. Сабуров. (1969). Выявление ландшафтно-географических связей растительности при геоботаническом картографировании в крупном масштабе. В сб.: Геоботаническое картографирование. 1969. — Любимова А. А. (1937). Растительность и почвы побережья оз. Ловозера (Кольский полуостров). Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 2. — Максимова В. Ф. (1957). Общая характеристика растительного покрова Западного Прикаспия. В кн.: Труды Прикаспийской экспедиции. Растительность и кормовые ресурсы западной части Прикаспийской низменности и Ергеней. — Манько Ю. И., В. А. Розенберг. (1967). Очерк растительности междуречья Амур-Амгунь. В сб.: Растительность северных районов Дальнего Востока. Комаровские чтения, XIV. — Маслов А. В. (1955). Способы и точность определения площадей.— Медведев Ю. О. (1969). Некоторые фитоценотические и динамические особенности темнохвойной тайги. В кн.: Южная тайга Приангарья. Структура и природные режимы южнотаежного ландшафта.— Медведев Ю. О. (1971). Опыт построения крупномасштабной карты сочетаний растительных сообществ (на примере нижнеилимской тайги). Докл. Инст. географ. Сибири и Дальн. Востока, 31. — Мещеряков Ю. А., Л. Е. Сетунская. (1960). Приемы количественной характеристики взаимосвязей природных явлений по картам с помощью коэффициентов корреляции. Изв. АН СССР, сер. географ., 1. — Никольский П. Н. и И. И. Изотов. (1936). Очерк растительности полосы вдоль Парандово-Ругозерского тракта (Карелия). Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 3. — Ниценко А. А. (1958). К вопросу о границе среднетаежной и южнотаежной подзон в пределах Ленинградской области. Бот. ж., 43, 5. — Ниценко А. А. (1960а). Еловые леса Ленинградской области. Вестн. ЛГУ, 9, сер. биол., 2. — Ниценко А. А. (1960б). Сосновые леса Ленинградской области. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биол., 4.— Норин Б. Н., И. В. Игнатенко, А. В. Кнорре, Н. В. Ловелиус. (1971). Растительность и почвы лесного массива Ары-Мас (Таймыр). Бот. ж., 56, 9. — Поварницын В. А. (1940). Типы лесов черноморского побережья между реками Сукко и Пшадой. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Гео-

ботаника, 4. — Полуяхтов К. К. (1958). Растительность Свердловской области. Уч. зап. Смоленск. гос. пед. инст., VI.— Поплавская Г. И. (1934). Некоторые данные по изучению горных лугов в геоботаническом и кормовом отношениях. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 1. — Пояснительный текст к карте растительности СССР в м. 1 : 5 000 000. (1941). — Преображенский А. И. (1954). Дореволюционные и советские карты размещения населения. Вопросы географии. Сб. 34. Картография. — Растительность степей Северного Казахстана. (1961). Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 13. — Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Биокомплексные исследования в Казахстане. (1969). Ч. 1. — Растительный покров Белоруссии. (1969). — Растительный покров СССР. (1956). Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» м. 1 : 4 000 000. Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. — Ронконен Н. И. (1959). Болотные мелиоративные фонды районов распространения озерных и флювиогляциальных отложений б. Ругозерского района. Тр. Карельск. ФАН СССР, XV. Торфяные болота Карелии. — Рубцов Н. И. (1948). Растительный покров Джунгарского Алатау. — Сакс К. А. (1955). Широколиственные леса Латвийской ССР. В кн.: Растительность Латвийской ССР, 1. (Тр. Инст. биол. АН Латв. ССР, III). — Салищев К. А. (1963). О точности количественных определений по специальным картам. — Салищев К. А. (1968). Методика анализа при исследовании явлений по картам. Вестн. Моск. унив., сер. V, География, 6.— Салищев К. А. (1971). Картография. Изд. 2-е, переработанное и дополненное. — Сафиуллин Р. А. (1970). Опыт лесогидрологического и пути лесомелиоративного картографирования (на примере Среднего Поволжья). В сб.: Комплексное картирование Украинской ССР. Матер. III научн. конф. по комплексн. картографированию УССР, 1. — Сафронова И. Н. (1971). Основные закономерности распределения растительного покрова и геоботаническое районирование степей восточной части Актюбинской области. Бот. ж., 56, 1. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1957). Изменение растительного покрова лесостепи русской равнины в XVI—XVIII вв. под влиянием деятельности человека. Бот. ж., 42, 9. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1960). Картосхема растительности Ленинградской области. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника. 12. — Сетунская Л. Е. (1955). Использование серии специальных карт для анализа природных явлений в их взаимосвязи (на примере изучения процессов размыва). Автореф. канд. дисс. — Соколова Л. А. (1936). Растительность района Лоухи-Кестеньгского тракта (Карелия). Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 3. — Солоневич К. И. (1934). Геоботанический очерк района западной части Кемь-Ухтинского тракта (Карелия). Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 1. — Солоневич К. И. и Н. Г. Солоневич. (1936). Геоботанический очерк района между станциями Кивач и Кяппесельга Кировской железной дороги (Карелия). Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 3. — Солоневич Н. Г. (1960). Растительный покров и строение болота «Бор» Ширинской болотной системы. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 12. — Сочава В. Б. (1953). Растительность лесной зоны. В кн.: Животный мир СССР, IV. Лесная зона. — Сочава В. Б. (1956). Темнохвойные леса. В кн.: Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» м. 1 : 4 000 000, 1. — Сочава В. Б. (1958а). Новая геоботаническая карта Румынии. Бот. ж., 43, 5. — Сочава В. Б. (1958б). Основные подразделения растительности Сибири по данным картометрии. В кн.: Тезисы докл. XII отчетной сессии Зап.-Сиб. филиала Академии наук СССР. — Сочава В. Б. (1958в). Главнейшие достижения в области картографии растительности СССР за 40 лет. Изв. Всес. геогр. общ., 2. — Сочава В. Б. (1958г). Некоторые проблемы географии растительности бассейна Амура. Научн. докл. высш. школы. Геол.-геогр. науки, 2. — Сочава В. Б. (1962). Вопросы картографирования в геоботанике. В сб.: Принципы и методы геоботанического картографирования. — Сочава В. Б. (1967). Структура новой обзорной карты растительности Забайкалья. В сб.: Геоботаническое картографирование. 1967.— Сочава В. Б. (1968). Комплексное изучение природной среды и геоботаническая карта. В сб.: Геоботаническое картографирование. 1968. — Сочава В. Б. (1969). Ботанико-географические соотношения в бассейне Амура. В сб.: Амурская тайга (комплексные ботанические исследования). — Сочава В. Б. (1970а). Современные проблемы тематического картографирования СССР. В сб.: Тематическое картографирование в СССР. — Сочава В. Б. (1970б). Очередная международная картографическая конференция (3—9 мая 1970 г., Италия). Докл. Инст. геогр. Сибири и Дальнего Востока, 27. — Сочава В. Б. (1971а). Встреча картографов в Стрезе. В сб.: Геоботаническое картографирование. 1971.— (Сочава В. Б.) Sochava V. B. (1971б). Thematic cartography. Report of Commission IV. Internat. yearbook of cartography, XI. Kartographisches Institut Bertelsmann. Gütersloh. — Сочава В. Б., Т. И. Исаченко и А. С. Карпенко. (1960). Зональное разделение Советской Прибалтики на основе среднемасштабной геоботанической карты. Бот. ж., 45, 6.— Сочава В. Б., Т. И. Исаченко и А. Н. Лукичева. (1953). Общие черты географического распространения лесной растительности Западно-Сибирской низменности. Изв. Всес. геогр. общ., 2. — Сочава В. Б., А. Н. Лукичева. (1953). К географии кедрового стланика. ДАН СССР, 90, 6. — Станюкович К. В. (1960). Растительность высокогорий СССР. Ч. 1. Тр. АН Тадж. ССР, 1. — Темноев Н. И. (1956). О пространственном распределении растительности Канино-Тиманской тундры и Мезенских лесов. Бот. ж., 41, 5. — Фосберг Ф. (1967). Действенный подход к картированию растительности в практических целях. В сб.: Гео-

ботаническое картографирование. 1967. — Ц а ц е н к и н И. А. (1957). Методы работ экспедиции. В кн.: Труды прикаспийской экспедиции. Растительность и кормовые ресурсы западной части Прикаспийской низменности и Ергеней. — Ц и н з е р л и н г Ю. Д. (1935). Материалы по растительности северо-востока Кольского полуострова. Тр. СОПС, сер. Кольская, 10. — Ч е р в я к о в В. А. (1964). Картографический способ определения формы и тесноты корреляционных связей. Вестн. МГУ, сер. геогр., 5. — Ч и л и к и н а Л. Н., Е. В. Ш и ф ф е р с. (1962). Карта растительности и геоботаническое районирование Дагестана. Тез. докл. первой конф. по флоре, растительности и растит. ресурсам Сев. Кавказа. Нальчик.— Ш и ф ф е р с Е. В. (1951). К характеристике растительности природных кормовых угодий северо-западной части Кавказа. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 7. — Ш и ф ф е р с Е. В. (1953). Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. — Ю р к о в с к а я Т. К. (1969). О болотных системах волнистых равнин северной Карелии. Бот. ж., 54, 5. — D e l p o u x M. (1967). Exercices de lecture et d'interprétation écologique des cartes de la végétation. — E m b e r g e r L., G. L o n g. (1962). Ètudes de basse et mise en valeur des terres. Points de vue de l'ecologiste. Bull. techn. inform. ingrs. serv. agric., 172. — F o r b e s J. (1969). A map analysis of potentially developable land. Reg. Stud., 3, 2. — K ü c h l e r A. W. (1967). Vegetation mapping. — K ü c h l e r A. W. (1969). The vegetation of Kansas on maps. Trans. Kans. Acad. Sci., 72, 1—4. — R e y P. (1957). Initiation á l'utilisation scientifique et pédagogique des cartes de la végétation. Bull. Serv. Carte phytogéogr. Ser. A, 2, 2. — R o b i n s o n A. H., R. A. B r y s o n. (1957). A method for describing quantitatively the correspondence of geographical distribution. Ann. Ass. Am. Geogr., 47, 4. — T o l o n e n K. (1967). Über die Eentwicklüng der Moore im finnischen Nordkarelien. Soc. Zool. Bot. Fennica Vanamo. — W i t t. W. (1967). Thematische Kartographie. Methoden und Probleme, Tendenzen und Aufgabe. Veröffentlichungen Akad. Raumforschung u. Landesplannung. Abhandlüngen, 49.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 26 V 1972).

УДК 582.02/.07 : 582.01 : 58

Г. Г. Левин

НЕКОТОРЫЕ СООТНОШЕНИЯ ВНЕШНИХ И ВНУТРЕННИХ ФАКТОРОВ В РАЗВИТИИ РАСТЕНИЙ

H. G. L E V I N. SOME RELATIONS OF EXTERNAL AND INTERNAL FACTORS IN DEVELOPMENT OF PLANTS

Введение

Соотношение внешних и внутренних факторов в жизни, развитии и эволюции организмов — одна из основных проблем биологии. В этой области существуют различные представления. Крайними концепциями являются автогенез и эктогенез. В первом случае особой активностью наделяются внутренние факторы, среда же рассматривается как материал, организуемый жизнью; во втором — организмы мыслятся как пластичный продукт формирующих действий среды.

В недалеком прошлом у нас получили распространение взгляды о главном, определяющем значении внешних условий в жизни, развитии и эволюции организмов. Внутренние факторы сводились к таким бессодержательным или расплывчатым понятиям, как «природа» или «наследственность», которыми подменялся конкретный анализ генетических, структурных, физиологических и биохимических особенностей организмов (см., например, Лысенко, 1935, 1946, и др.). При этом «природа» организмов, их наследственность, развитие и эволюция рассматривались лишь как результат «ассимиляции» и «аккумуляции» внешних условий. Естественной реакцией на эти представления явились высказывания некоторых наших исследователей, в которых подчеркивалось значение внутренних факторов развития организмов (Чайлахян, 1958, 1970, и др.). М. Х. Чайлахян (1970 : 327) писал: «Соотношение внешних

и внутренних факторов — это проблема первостепенной важности, которая прошла через два исторических этапа и теперь входит в третий. Первый этап — это доминирование представления об автономности развития растений, независимости от влияния факторов внешней среды (Пфеффер). Второй этап — это разработка представлений о полном подчинении ритма развития растений ритму изменений факторов внешней среды (Клебс, Гасснер, Гарнер и Аллард). Третий этап — возникновение концепции о примате внутренних закономерностей развития с полным признанием влияния условий внешней среды».

Наша цель — анализ относительного значения внутренних и внешних факторов в развитии растений.

Внешние и внутренние факторы

Когда изучают организм как целое в его отношении к внешней среде, все его структуры со свойственными им функциями рассматривают как внутренние факторы в отличие от внешних факторов окружающей среды (ее температуры, влажности, освещенности и т. д.). Внутренние факторы организма — это его структурные и функциональные элементы — геном, клетки, ткани, органы, системы органов с присущим им метаболизмом.

Понятия внешнего и внутреннего обладают известной относительностью. Так, все факторы организма являются внутренними по отношению к внешней среде. Вместе с тем каждый структурный и функциональный элемент организма (органоид, клетка, орган и т. д.) является внешним для других его элементов. Эти представления применяются в эмбриологии, физиологии развития и других науках при изучении жизнедеятельности, дифференцировки и старения клеток, тканей и органов. В этих случаях нередко возникает необходимость установить соотношение эндогенных и экзогенных (для клетки, органа и т. д.) факторов метаболизма, дифференцировки, развития (пластические вещества, гормоны и др.).

Организм нередко представляют как иерархию структурных и функциональных уровней. При этом каждый высший уровень в известном смысле является внешним для более низких уровней. Так, для клеточных органоидов (митохондрий, пластид и др.) внешними являются внутриклеточные и внеклеточные условия — трофические, окислительно-восстановительные и другие.

Итак, один и тот же фактор может быть внутренним для организма (или органа) и внешним для его структурных элементов — клеточных органоидов, клеток и др. Относительность понятий внешнего и внутреннего не исключает их реальности, но требует указания, в каком отношении данный фактор является внешним или внутренним. Так, гормоны — это внутренние факторы организма, но они являются внешними для тех его клеток и органов, в которые они поступают извне.

Для характеристики внешних и внутренних факторов важное значение имеют представления о внешней и внутренней среде организма. Как отмечает Л. Н. Серавин (1972), Клод Бернар (1878 и др.) впервые обосновал мысль, что у высших животных следует отличать внутреннюю среду, представленную жидкостями организма, которые окружают и омывают все тканевые элементы от внешней среды, окружающей организм. Кэннон (Cannon, 1929, 1939, — цит. по: Серавин, 1972) на основе идей Бернара развил учение о гомеостазисе. Согласно этому учению у высокоорганизованных животных изменения в условиях существования вызывают уклонения их состояния лишь в узких пределах благодаря процессам саморегуляции. Самым важным при этом является поддержание и восстановление постоянства внутренней среды организма — содержащихся в ней пищевых веществ, ионов, кислорода, ее осмотического давления, температуры, pH и др. На низших ступенях эволюции способность к поддержанию постоянства внутренней среды выражена значительно слабее (например, у беспозвоночных и низших позвоночных). Серавин указывает, что отличие внутренней среды от внешней харак-

терно для всех живых организмов. Из этого следует, что понятие внутренней среды применимо и к растениям. Семя растений, как и яйцо животных (рептилий, птиц и др.), отграничено оболочкой от внешней среды, содержит запасные вещества и характеризуется своим водным и газовым режимом. Все это определяет внутреннюю среду семени, зависимую от внешней, но отличную от нее. Внутренняя среда семени (и плода) для заключенного в ней зародыша является в известном смысле внешней. Соответственно этому, внутренняя среда организма (в частности, зародыша) является внешней для его клеток.

Для понимания соотношения внешних и внутренних факторов в жизни и развитии организмов большое значение имеет системный подход.

В прошлом внешняя среда нередко считалась пассивной, инертной в отличие от организмов, наделенных активностью. Однако постепенно сформировалось новое представление о свойствах и значении внешней среды, основанное на данных почвоведения, геохимии, экологии, биоценологии и других наук. Организмы рассматриваются как части, компоненты более или менее целостных систем разного ранга (популяций, биогеоценозов, экосистем и т. д.). Системы, в состав которых входят организмы, обладают сложной организацией, функциональной структурой и характеризуются многообразными связями их биотических и абиотических компонентов (Лавренко, 1959, 1964; Александров, 1961, 1963; Завадский, 1961, 1966; Шмальгаузен, 1961, 1964; Беклемишев, 1966; Хайлов, 1966; Василевич и Ипатов, 1969, и др.).

Организмы и окружающая их среда — это элементы единой системы с прямыми и обратными связями, влияющие друг на друга. В иерархии форм жизни — клеток, организмов, популяций, биоценозов и других — внешние факторы системы низшего ранга могут быть внутренними факторами систем более высокого ранга. Так, внутренние факторы организма как целого (трофические, гормональные и другие) могут быть внешними для его клеток; внутренние факторы биогеоценозов (фитосреда и др.) являются внешними для образующих их организмов. Организмы представляют собой комплексы внешних факторов для других организмов и оказывают на них прямое или косвенное воздействие. Таким образом, любой фактор является внутренним и внешним одновременно, понятия эти относительны.

Из сказанного следует, что жизнь и развитие организмов определяются не только их собственными внутренними факторами, но также внутренними факторами систем более высокого ранга (клонов, популяций, биоценозов и т. д.), компонентами которых они являются.

Итак, внешние факторы жизни организмов могут быть внутренними факторами более крупных систем, обладающих закономерной организацией, определенной структурой и метаболической активностью. Внешние факторы приобретают свойственные этим системам активность, динамизм (достаточно сослаться здесь на активизацию геохимических процессов под влиянием жизни). Из этого, очевидно, следует, что внешние факторы играют бóльшую роль в жизни и развитии, чем это считалось ранее. Данные о влиянии популяций, биоценозов, экосистем на развитие, морфогенез растений подтверждают это мнение.

Соотношение внешних и внутренних факторов в процессах метаболизма и размножения клеток и в явлении покоя

Имеется много данных о значении внешних и внутренних факторов в жизнедеятельности и размножении клеток. Мы ограничимся лишь несколькими примерами.

В. Я. Александров (1966), характеризуя регуляторные процессы в клетке, указывает, что поддержание постоянного состава вещества может осуществляться путем регуляции скорости их поступления из окружающей среды, скорости их синтеза и распада, а также быстроты вы-

деления из клетки. Из этого следует, что различные факторы, влияя на разные процессы, определяющие баланс веществ в клетке, могут оказывать на него сходное действие (например, путем ускорения поступления веществ или замедления их выделения из клетки).

Другой пример, приводимый Александровым, касается белков. Он отмечает, что повышение их устойчивости может достигаться различными путями: 1) действием антиденатуратов — сахаров, многоатомных спиртов, жирных кислот и других веществ; 2) соединением белков с другими веществами; 3) изменением их первичной структуры. И в данном случае действие разных факторов различно, однако в отношении устойчивости белков оно оказывается сходным.

Сходство в действии разных внешних факторов нередко обнаруживается у низших растений. Так, по данным М. Н. Мейселя (1950 и др.), у бродящих дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae* и других), находящихся в осадке культуральной жидкости, т. е. в относительно анаэробных условиях, хондриосомы (митохондрии, — *Г. Л.*) крупнее и извилистее (в отличие от дышащих дрожжей в поверхностной пленке). Влияние анаэробных условий на митохондрии в известной мере может быть замещено тиамином и другими факторами, стимулирующими брожение.

З. Э. Беккер (1963) пишет, что жировой обмен и образование эргостерина у грибов стимулируются в условиях азотного голодания или при избытке углеводов в среде. Оба этих фактора действуют сходно, вызывая увеличение отношения C/N, благодаря чему возникает относительный избыток углеводов.

Соотношение внешних и внутренних факторов довольно хорошо изучено в процессах митоза растительных и животных клеток. Митоз клеток высших животных зависит от многих внешних и внутренних факторов — внеклеточных и внутриклеточных (см. Алов, 1964; Залкинд, 1966, и др.). Большое значение имеют нейрогуморальная регуляция, трофические факторы, витамины и т. д. При этом возможно прямое и косвенное действие разных факторов, например влияние гормонов на деление посредством изменения функциональной активности клеток, процессов их дифференцировки, пролиферации и т. д.

С. Я. Залкинд (1966) указывает следующие предпосылки наступления клеточного деления: 1) рост живой массы клеток; 2) образование веществ, необходимых для деления, в частности ДНК и белка; 3) образование определенных энергетических запасов; 4) накопление сульфгидрильных групп; 5) синтез ядерной РНК. Разные гормоны, кинетин и другие вещества, обладая различным механизмом действия, могут оказывать сходный эффект на деление клеток (тормозя или стимулируя его), влияя на те или иные процессы обмена веществ и энергии, подготавливающие деление. Различные вещества, нарушая разные этапы митотического цикла (влияя на синтез нуклеиновых кислот, нуклеопротеидов или белков), могут в конечном счете вызывать сходный эффект — тормозить деление клеток. Митотическая активность снижается под влиянием дифференцировки, функциональных нагрузок, полного или частичного голодания (авитаминоз, белковая недостаточность), любых факторов, нарушающих обменные процессы и влияющих на нуклеиновый обмен (ионизирующие излучения, стимуляторы активности нуклеаз, антиметаболиты и т. д.). Различные гормоны могут стимулировать или подавлять клеточное деление, причем действие зависит от их количества.

Митоз (как и другие жизненные процессы) представляет собой сложный многофазный процесс, в котором участвуют различные внутриклеточные и внеклеточные механизмы. На него влияют многие внешние и внутренние факторы, действие которых зависит от их характера, дозы и других условий. Вследствие этого различные внешние факторы или их сочетания нередко оказывают сходный конечный эффект на клеточное деление (тормозя или стимулируя его), хотя действие каждого из них различно (по времени и месту приложения, по тем структурам и звеньям метаболизма, на которые они влияют).

Для понимания соотношения внешних и внутренних факторов представляют интерес данные о состоянии покоя и его нарушении (Николаева, 1965, 1967; Леопольд, 1968, и др.). Леопольд (1968) указывает, что покой семян может быть обусловлен их оболочкой, ограничивающей рост семени, поступление в него воды и кислорода и тормозящей газообмен с окружающей средой. Большую роль в покое могут играть эндогенные ингибиторы, накапливающиеся в семени, и их соотношение со стимуляторами роста.

Выход семян из состояния покоя вызывается определенной температурой, светом, фотопериодом, ростовыми веществами, механическими воздействиями. Некоторые из этих агентов, очевидно, могут действовать как неспецифические раздражители, стимулирующие обменные процессы в протоплазме. Однако этим влияние внешних факторов не исчерпывается. Так, механическое повреждение оболочки вызывает увеличение ее проницаемости для воды и газов и уничтожает физическое ограничение роста. Низкая температура, повышенное давление кислорода и различные химические вещества так или иначе способствуют усилению поступления воды и кислорода в семя, активации определенных ферментов и сдвигу соотношения ростовых веществ и ингибиторов в пользу первых. Обработка гиббереллинами и кининами может влиять аналогичным образом.

Таким образом, сходное действие различных внешних факторов на семена в состоянии покоя связано со сходным влиянием их на внутренние факторы (на состав газовой среды и влажность семени, количество и соотношение ингибиторов и стимуляторов роста), в результате чего усиливается обмен веществ между клетками семени и окружающей средой, активируется их метаболизм.

Роль внешних и внутренних факторов в процессах повреждения

В реакциях клеток на различные повреждающие агенты (физические и химические) наблюдаются сходные черты: изменение состояния коллоидов протоплазмы, увеличение ее вязкости, нарушения метаболизма, увеличение проницаемости и т. д. Эта неспецифическая реакция не зависит от рода клеток и характера действующего агента. Однако наряду с общей наблюдаются и частные реакции, которые различаются в зависимости от характера повреждающего фактора (Насонов и Александров, 1940; Александров, 1966, и др.). При повреждении обычно происходит стимуляция дыхания, распад макроэргических фосфорных соединений, протеолиз. Согласно денатурационной теории (см. Насонов и Александров, 1940, и др.), повреждение протоплазмы обусловлено определенными изменениями белков, их структуры («разрыхление» их частиц, разрыв стабилизирующих связей и т. д.).

Таким образом, различные повреждающие агенты вызывают изменение, дезорганизацию структуры протоплазмы, нарушают метаболизм. В этом проявляется общее для всех их действие.

Повреждающие воздействия могут приводить и к наследственным изменениям. Прежде было распространено мнение о том, что характер наследственных изменений определяется внутренними факторами и что внешние агенты лишь вызывают их или усиливают их частоту (например, частоту мутаций). Теперь известно, что многие мутагенные факторы обнаруживают известную специфичность своего действия; таковы ионизирующие излучения, химические вещества и др. (Лобашев, 1967).

Ионизирующие излучения разных типов обладают различиями в характере своего действия и вместе с тем общими чертами. Все они вызывают образование ионов в облучаемых клетках, что ведет к перестройке молекул и к изменению биохимических процессов, к мутациям генов и разрывам хромосом. Способность вызывать образование ионов является общим свойством всех ионизирующих излучений.

Частота хромосомных перестроек разных типов зависит не только от характера излучений, но и от их дозы. Следовательно, характер их действия зависит и от их количества (интенсивности).

Мутагенным действием обладают также ультрафиолетовые (УФ) лучи; они способствуют образованию мутагенов — перекисей. Таким образом, два различных внешних агента (УФ лучи и перекиси) могут действовать сходно вследствие того, что один из них вызывает появление второго.

Мутагенный эффект перекисей связан с образованием свободных радикалов (ОН, Н и др.). Поэтому разные факторы, способствующие образованию свободных радикалов (O_2, H_2O_2, УФ лучи, видимый свет и др.), усиливают действие перекисей. Следовательно, сходное влияние различных внешних факторов на организм (или клетки) в ряде случаев обусловлено сходным механизмом их действия.

Мутагенным эффектом обладают аналоги метаболитов (например, производные пуриновых и пиримидиновых оснований), подавляющие синтез предшественников нуклеиновых кислот (пуринов и пиримидинов) или включающиеся в ДНК и РНК вместо природных оснований. Действие этих факторов весьма специфично и отлично от действия облучений и других мутагенов; однако конечный результат — возникновение мутаций — может оказаться в той или иной мере сходным. Таким образом, специфичность действия различных повреждающих внешних факторов не исключает известного сходства его конечных результатов (если всем этим факторам свойственны такие общие черты, как повреждение структур, нарушение метаболизма и т. д.).

Сказанное относится и к действию УФ радиации на растения. А. П. Дубров (1968) отмечает, что УФ радиация обладает чертами, характерными как для ионизирующей радиации (изменение метаболизма, мутагенное действие), так и для видимого света (стимуляция роста, ускорение цветения, образование пигментов). УФ радиация вызывает изменения белков и нуклеиновых кислот, генные мутации, хромосомные аберрации. Таким образом, она обладает известной специфичностью и вместе с тем общностью действия с рядом других факторов.

Специфичность действия внешних агентов уменьшается при увеличении их дозы и усилении повреждения (см., например, Светлов, 1960). Одни и те же агенты в зависимости от дозы могут оказывать повреждающее, модифицирующее или физиологическое воздействие на развитие, вызывая патологические изменения, морфозы или модификации (адаптивные варианты развития). Ослабление специфичности по мере усиления действия агента, очевидно, связано с нарушением механизмов адаптивных, физиологических и морфогенетических реакций на внешние агенты и с распространением повреждения на всю клетку или организм (вследствие сильных нарушений метаболизма и жизненно важных структур клетки).

Сказанное позволяет сделать следующие выводы.

1. Внешние факторы не только вызывают реакции, связанные с повреждением и восстановлением, но оказывают на них более или менее специфическое влияние.

2. Сходство действия различных внешних факторов в процессах повреждения нередко обусловлено в той или иной мере известной общностью механизма их действия. Так, они могут индуцировать образование одного и того же фактора, действующего на клетки (например, образование ионов, свободных радикалов под влиянием кислорода, воды, УФ лучей, видимого света).

3. Различные внешние повреждающие факторы (излучения, яды, температура и т. д.) могут обладать разными механизмами действия. Однако конечный эффект их действия может быть сходным вследствие генерализации повреждений, распространения их на важнейшие структуры и звенья метаболизма клетки. Благодаря этому, очевидно, нередко маскируется первоначальное специфическое действие разных повреждающих агентов.

Соотношение внешних и внутренних факторов в развитии растений

У растений в разных условиях среды нередко обнаруживается известное сходство развития, морфогенеза. Это явление часто объясняют сходной реакцией организма, его генотипа, на различные внешние воздействия. Однако сходство развития может быть и следствием сходного изменения внутренних факторов под влиянием разных условий среды.

А. П. Шенников (1950) указывает, что экологические факторы незамещаемы, но одинаковый биологический (в частности, физиологический,— *Г. Л.*) эффект достигается при их различных комбинациях. Так, уменьшение интенсивности фотосинтеза при недостатке света может в известных пределах компенсироваться увеличением содержания углекислого газа в воздухе. Недостаток воды в почве обусловливает завядание растений; такой же эффект наблюдается при большом количестве воды, но при наличии факторов, ограничивающих ее поступление в растение (низкая температура почвы, ее недостаточная аэрация, наличие в почве осмотически активных веществ и т. д.).

Осмотическое давление клеточного сока зависит от условий водоснабжения, температуры, освещенности, концентрации почвенного раствора (см., например, Библь, 1965). Все эти факторы могут вызывать сходное изменение осмотического давления, хотя этот эффект достигается разными путями и посредством различных механизмов: изменением количества воды и солей, поглощаемых корнями, интенсивности транспирации, дыхания, фотосинтеза и т. д.

Повышение температуры растения происходит при усилении инсоляции, ослаблении ветра, высыхании почвы и ослаблении транспирации и т. д.

Таким образом, различные внешние факторы могут сходно влиять на состояние растений (например, на их водный баланс), хотя характер их воздействий различен. Сходное влияние различных внешних факторов может быть обусловлено синергизмом их действия, совместным участием в каком-либо процессе. Так нередко влияют факторы, необходимые для роста, — вода, азот и другие. При этом возможно и взаимное влияние этих факторов. Например, увеличение влажности почвы до определенной степени улучшает усвоение минеральных веществ, в частности соединений азота. В некоторых случаях разные внешние факторы оказывают сходный эффект, если они количественно изменяются в противоположных направлениях. Например, уменьшение влажности почвы может влиять на водный баланс растений так же, как увеличение концентрации почвенного раствора.

Различные внешние факторы (или их разные сочетания) порой вызывают сходные морфологические и анатомические изменения. При недостаточном водоснабжении у растений часто появляются или усиливаются ксероморфные черты. Такие же изменения происходят при усилении освещенности, видимо (хотя бы частично), из-за повышения температуры и ухудшения водного баланса. При недостатке азота усиливается тенденция к одревеснению и утолщению клеточных оболочек у растений. Так же влияет и недостаток воды. Усиление азотного питания и водоснабжения способствует росту и тормозит дифференцировку.

Внешние и внутренние факторы репродуктивного развития растений являются предметом многочисленных исследований.

М. Х. Чайлахян (1958 : 26) считает, что «. . . основой онтогенеза являются внутренние морфолого-физиологические процессы, которые могут проходить при различных сочетаниях внешних условий». Он пишет, что представление о строгой приуроченности развития растений к определенным условиям среды оказалось неверным; например, мнение о возможности яровизации озимых растений только при пониженных температурах или о цветении длиннодневных и короткодневных растений только при определенной длине дня. Так, озимые формы пшеницы, ржи и рапса на непрерывном свету цветут при температурах, исклю-

чающих яровизацию. Чайлахян (1958) приходит к выводу, что «центр тяжести процессов онтогенеза лежит не во внешней среде, а внутри самих растений». В более поздней работе он (Чайлахян, 1970 : 327—328) пишет о примате внутренних закономерностей при большом значении внешней среды. При этом он опирается на данные о цветении высших растений при различных сочетаниях внешних условий. Так, растения могут зацветать в непрерывной темноте; длиннодневные виды зацветают на коротком дне, а короткодневные — на длинном при изменении температуры и условий питания; имеются скороспелые яровые и нейтральные к длине дня виды, цветение которых нельзя задержать никакими (?— *Г. Л.*) условиями внешней среды и т. д.

Приведенные примеры действительно показывают значение внутренних факторов, способность растений к регуляции развития в соответствии с изменениями условий среды. Однако во всех этих случаях проявляется не менее важное значение внешних факторов. Так, зацветание растений в непрерывной темноте возможно при наличии запасных веществ, накопленных ранее на свету в процессе фотосинтеза. Следовательно, световой фактор здесь также участвует в развитии, но свое действие он оказал раньше — при формировании клубней, луковиц или других органов с запасными веществами.

Чайлахян приводит данные о цветении короткодневного сорта табака Мерилендский Мамонт при снижении температуры до 13° на длинном дне и длиннодневного растения рудбекии на коротком дне при повышении температуры до 32—35°. Следовательно, зацветание в условиях неблагоприятного фотопериода возможно лишь при изменении других факторов среды (температуры, питания); иначе говоря, здесь обнаруживается явная зависимость развития от определенных сочетаний внешних условий. Возможно, что цветение короткодневных видов на длинном дне при снижении температуры и длиннодневных на коротком при ее повышении связано с соответственным ослаблением или усилением действия света благодаря изменению температуры, в частности, с изменением интенсивности фотосинтеза (см. Cline a. Agater, 1970, и др.).

Способность растений проходить свой жизненный цикл и, в частности, цвести в разных условиях среды не означает тождества их развития в этих условиях. Сходство может ограничиваться лишь некоторыми структурными и физиологическими признаками при значительных различиях морфогенеза в целом. Вместе с тем есть много данных о весьма значительных вариациях развития в разных условиях, вплоть до выпадения фаз цветения и плодоношения, смены семенного размножения вегетативным, изменения некоторых таксономических признаков и жизненных форм и т. д. При этом нередко обнаруживается соответствие между характером изменений внешних условий и роста, развития, морфогенеза (например, при изменении влажности, минерального питания, освещения и т. д.). Все это свидетельствует о значении внешних факторов. Центр тяжести развития не во внешних или внутренних факторах, а в их взаимодействии.

Р. Г. Бутенко (1964), рассматривая процессы развития в культурах растительных тканей, указывает, что внешние факторы и физиологически активные вещества, способствующие меристематизации клеток, обусловливают их последующую дифференцировку и органогенез. Такую роль могут играть кинетин, аденин и другие нуклеиновые соединения, влияющие на нуклеиновый и белковый обмен. Внешние условия — температура, длина дня, интенсивность и спектральный состав света — влияют на репродуктивное развитие через изменение обмена веществ в стеблевых почках. Бутенко считает, что цветение обусловлено не одним веществом, а балансом различных веществ, который зависит от разных комбинаций внутренних и внешних факторов.

В более поздней работе Бутенко (1970) рассматривает факторы деления и дифференцировки растительных клеток. В культурах тканей возможны переходы от дифференцировки к делению и образованию кал-

люсных клеток, их меристематизация, гистогенез и органогенез. Вступление специализированной клетки в митотический цикл здесь связано с ослаблением надклеточной регуляции. Для пролиферации необходимы также гормональные факторы — эндогенные или экзогенные. Индукторами пролиферации являются ауксин и кинетин. Цитокинины в сочетаниях с ауксином в одних концентрациях способствуют поддержанию неорганизованного роста в культуре тканей, в других концентрациях и соотношениях вызывают меристематизацию каллюсной клетки. Дальнейшая судьба меристемы также зависит от соотношения цитокининов и ауксинов в среде.

Таким образом, деление и дифференцировка растительных клеток, гистогенез и органогенез (а следовательно, и образование репродуктивных органов) зависят от соотношения, баланса различных веществ, в том числе физиологически активных. По-видимому, сходное действие различных сочетаний внешних факторов на развитие может быть связано со сходным влиянием их на баланс этих веществ. А. Леопольд (1968) пишет, что гиббереллины, ауксины, кинины и ингибиторы могут быть компонентами системы регуляции роста и развития растений. Он указывает, что существуют эндогенные стимуляторы и ингибиторы цветения и что изменение скороспелости под влиянием температуры, света, фотопериода, механических воздействий и химических веществ связано с их влиянием на эти эндогенные факторы.

Физиологически активные вещества — регуляторы роста и развития — изменяют характер своего действия в зависимости от их количества. Так, ауксин в низких концентрациях ускоряет рост, а в высоких тормозит его. Одно и то же вещество обладает многосторонним действием. Например, ауксин влияет на обмен и синтез белков, содержание нуклеиновых кислот, поглощение воды, дыхание, активность многих ферментов и т. д. При этом действие его может быть прямым и косвенным. Кинины стимулируют клеточное деление, влияют на дифференцировку почек, рост листьев и т. д. С другой стороны, один и тот же процесс зависит от ряда внешних и внутренних факторов, обнаруживающих синергизм или антагонизм в своем действии. Так, рост в фазе растяжения может регулироваться гиббереллинами, ауксинами, кининами и ингибиторами.

Итак, различные физиологически активные вещества в ряде случаев обнаруживают известное сходство в своем влиянии на развитие растений. Это объясняется совместным участием их в одних и тех же процессах (синергизмом действия); многообразным влиянием каждого из них (на метаболизм, рост, дифференцировку) и, следовательно, частичным совпадением спектров их действия; изменением действия каждого из них в зависимости от концентрации и других условий; поэтому в различных концентрациях они могут оказывать сходное действие (например, ростовые вещества в больших концентрациях ингибируют рост так же, как ингибиторы в малых количествах).

Аналогичный эффект действия внешних факторов, видимо, не обязательно связан со сходным влиянием их на содержание и баланс физиологически активных веществ. Например, торможение роста, очевидно, может быть как результатом увеличения количества ингибитора, так и следствием возрастания количества ауксина до ингибирующего рост предела. Поэтому сходное влияние внешних факторов на развитие, видимо, возможно и тогда, когда они обусловливают возникновение разных соотношений внутренних факторов, но обладающих одинаковым (или близким) физиологическим эффектом.

Сказанное можно подтвердить данными о репродуктивном развитии растений.

Установлена связь цветения с процессами роста вегетативных органов (см., например, Леопольд, 1968). Листья могут тормозить цветение. В опытах с проростками гороха было показано, что семядоли задерживают цветение. Так же действует подкормка растений сахарами и другими

питательными веществами. У ряда многолетников дифференцировка зачатков цветков происходит после того как замедляется рост стебля. Поэтому цветению способствует механическая задержка роста (например, закрепление проростков редиса в гипсовых блоках), обработка ингибитором роста (гидразид малеиновой кислоты), прищипка или частичное удаление листьев (так ускорялось цветение сои). Во всех этих случаях разные внешние факторы оказывают сходное действие на цветение вследствие того, что они тормозят рост. Однако в некоторых случаях цветение может вызываться факторами, стимулирующими рост (например, длинным днем или гиббереллином). Это объясняется тем, что они стимулируют рост репродуктивных побегов и тем самым создают предпосылки для цветения. Следовательно, не всегда наблюдается антагонизм роста и репродуктивного развития (Lang, 1965, и др.); их соотношение зависит от этапа жизненного цикла растения. Факторы, ускоряющие рост растения (благоприятная температура, освещение, минеральное питание и т. д.), могут ускорять наступление репродуктивной фазы. Это нередко наблюдается в благоприятных условиях, например в культуре при хорошем водоснабжении и питании. Однако для образования репродуктивных органов, как правило, не требуется мощно развитая вегетативная сфера (она обеспечивает лишь увеличение семенной продуктивности), что подтверждается, например, существованием неотенических форм. Для формирования репродуктивных органов достаточен лишь определенный минимум развития вегетативных органов, который еще более снижается при наличии достаточного количества запасных веществ в семенах, клубнях, корневищах и т. д. Поэтому внешние факторы, способствующие торможению роста вегетативных органов, когда растение уже имеет необходимые ресурсы для образования репродуктивных органов, могут ускорять наступление цветения (или репродуктивной фазы в целом).

Итак, вопрос о соотношении роста и цветения нельзя решать однозначно (Leopold a. Thiman, 1949; Thomas, 1961a, б, 1963; Lang 1965, и др.). На более ранних фазах онтогенеза ускорение роста может обеспечить ускорение морфогенеза и наступление цветения; на более поздних этапах его (например, когда уже образовались удлиненные вегетативные побеги у травянистых растений) торможение роста вегетативных органов может ускорять процессы дифференцировки и образования репродуктивных органов. Так, уменьшение влажности и питания азотом, способствуя ослаблению роста, может ускорять наступление цветения.

Известный антагонизм между вегетативным ростом и репродуктивным развитием не является их исключительной особенностью. В той или иной мере он характеризует и коррелятивные отношения между вегетативными органами (формирование и рост листьев и пазушных почек, развитие побегов и листьев разных ярусов, надземных и подземных органов и т. д.). Коррелятивное торможение, как известно, играет большую роль в обеспечении определенной последовательности развития разных органов и формирования структуры растений. Очевидно, это может быть причиной задержки цветения при интенсивном росте вегетативных органов. Вместе с тем быстрый рост одних органов (или частей) растения, видимо, может создавать в других органах такие трофические условия, которые приводят к ослаблению их роста, усилению дифференцировки и развитию репродуктивных органов. Очевидно, при установлении корреляций между интенсивностью роста и наступлением цветения надо учитывать их соотношение не только у растения в целом, но и между различными побегами и их частями. В распределении вегетативных и репродуктивных органов (листьев и цветков и др.) на побегах, видимо, существенное значение могут иметь структурные, физико-химические и физиологические градиенты по длине побегов, влияющие на морфогенетические условия в их разных участках. Энергичный рост некоторых метамеров, очевидно, усиливает гетерогенность трофических и метаболических факторов на протяжении побега, которые определяют полное торможение роста в одних его частях (спящие почки) и изменение харак-

тера развития в других (образование и рост вегетативных или репродуктивных органов).

Степень выраженности антагонизма вегетативного роста и репродуктивного развития зависит от структурных и физиологических особенностей растений (однолетников и многолетников разных жизненных форм), от их обеспеченности пластическими веществами, характера корреляций их органов, от условий их жизни и развития; чем лучше эти условия, чем интенсивнее ассимиляция и накопление запасов, тем больше могут ослабевать конкурентные отношения между органами, в частности вегетативными и репродуктивными.

Из сказанного следует, что различные внешние факторы, более или менее сходно влияющие на коррелятивные (трофические, гормональные, морфогенетические) связи между органами растений, могут сходно влиять на их репродуктивное развитие. Так, хорошее водоснабжение, высокий уровень азотного питания, температура, неблагоприятная для яровизации, усиливая кущение злаков, задерживают их цветение и плодоношение.

Среди внутренних условий развития большое значение имеют трофические факторы.

Хаупт (1958,— цит. по: Леопольд, 1968) в опытах на горохе показал, что увеличение длины дня ускоряло цветение, но такой же эффект достигался повышением интенсивности освещения без изменения длины дня. Сходный результат в обоих случаях возможно связан с одинаковым изменением внутренних факторов (накоплением продуктов фотосинтеза или с другими фотохимическими процессами).

Опыты В. И. Разумова (1959) показывают значение коррелятивных и связанных с ними трофических факторов в репродуктивном развитии. Озимая пшеница сорта Украинка, выращенная из неполностью яровизованных семян при относительно высокой летней температуре и влажности почвы в 70%, не колосилась, а при влажности почвы, равной 35%, колошение наступило (у 79% растений). Разумов объясняет это тем, что при низкой влажности почвы растения не кустились и пластические материалы из листьев притекали к конусу нарастания главного стебля; при высокой же влажности почвы конус нарастания главного стебля был хуже обеспечен питательными веществами, так как происходило кущение. Таким образом, есть основания считать, что внешние условия влияли на цветение через изменение трофических факторов (посредством ограничения роста побегов второго и следующих порядков).

Трофическим факторам цветения большое значение придают А. С. Кружилин и З. М. Шведская (1966). Ускорение яровизации при низкой интенсивности света и низкой температуре они связывают с задержкой роста. Интенсивный свет полностью заменяет действие низкой яровизующей температуры, несмотря на непрерывный рост (опыты с озимой пшеницей и морковью). Ускорение развития репродуктивных органов они объясняют повышением концентрации растворимых органических соединений в точках роста побегов благодаря задержке роста (при понижении температуры) или вследствие повышения количества ассимилятов в запасающих или фотосинтезирующих органах (при интенсивном свете и более высокой температуре). Вместе с тем опыты с азотным питанием показывают, что усиление передвижения азотистых веществ к почкам, усиливая их рост, замедляет дифференцировку и образование репродуктивных органов. Следовательно, имеет значение не только общее количество питательных (и физиологически активных) веществ, но и их соотношение (определяющее продолжение вегетативного роста или усиление дифференцировки и образование цветков).

Итак, различные комбинации внешних условий, действуя по разному (торможение роста или усиление фотосинтеза), могут в конечном счете сходно влиять на внутренние трофические и другие факторы, обусловливающие цветение. Об этом же свидетельствуют данные Кружилина и Шведской, согласно которым продолжительность дня, недостаточная для однолетних растений редиса, может компенсироваться усилением

интенсивности света, что обеспечивает накопление необходимых органических соединений и стрелкование.

Большое значение для цветения имеет направление передвижения органических веществ (к точкам роста побегов, корнеплодам и т. д.). Формирование стеблей и соцветий создает новые «центры притяжения» органических веществ. Также, по мнению Кружилина и Шведской, влияют оптимальный фотопериод и стимуляторы; но главное, что определяет преобладающее направление передвижения ассимилятов, — это предварительное воздействие определенных внешних факторов; например, для дифференцировки верхних почек сеянцев моркови и свеклы необходимо яровизующее действие низких температур. Без такого воздействия будут расти листья, корнеплоды, корни, но не стебли.

Кружилин и Шведская объясняют более быструю яровизацию семенников без листьев, чем с растущими листьями, тем, что в последнем случае в почках меньше концентрация веществ, необходимых для их дифференцировки.

У однолетнего редиса в норме сперва образуется корнеплод, а после ослабления и завершения его роста на длинном дне большая часть ассимилятов начинает поступать в почки, которые дифференцируются, и растения стрелкуют. При более сильном освещении фотосинтез обеспечивает одновременное образование корнеплодов и стрелкование (даже на укороченном дне). Эти данные объясняют одну из причин наличия или отсутствия антагонизма роста и цветения растений.

Кружилин и Шведская приходят к выводу, что различные воздействия — низкая температура, изменение питания при прививках, или вариациях интенсивности освещения и другие — оказывают один и тот же эффект — способствуют прохождению первой стадии развития и зацветанию растений, так как все эти факторы однозначно влияют на обмен веществ. Их «яровизующее» действие, очевидно, обусловлено накоплением «активных» сахаров. Вместе с тем они отмечают роль ауксинов и нуклеиновых кислот в активизации делений клеток «инициального кольца» апикальной меристемы и дифференциации точки роста.

Внутренние факторы цветения вряд ли можно свести только к передвижению и накоплению пластических и физиологически активных веществ в точках роста. Тем не менее взгляды Кружилина и Шведской нам представляются интересными тем, что сходное влияние различных внешних условий на развитие и цветение растений они объясняют их сходным действием на внутренние факторы.

Для изучения факторов цветения представляют интерес исследования митотической активности меристем. В качестве примера приведем данные И. А. Гукасяна и др. (1970).

На коротком дне у *Perilla nankinensis* усиливаются митозы в боковой и верхушечной зонах меристемы и возникают цветки, а обработка гиббериллином усиливает рост стебля.

Изменение локализации митотической активности в апикальной меристеме, очевидно, может быть следствием усиления притока пластических и физиологически активных веществ к апексу, изменения их баланса и распределения в апексе или результатом иных морфогенетических импульсов, исходящих от других органов растений. Но так или иначе внешние факторы влияют на цветение через предшествующие ему метаболические и структурные изменения, т. е. через изменение внутренних факторов.

Данные о репродуктивном развитии низших растений также свидетельствуют о влиянии внешних условий на этот процесс путем изменения внутренних факторов. З. Э. Беккер (1963), анализируя условия спороношения грибов, указывает, что они могут быть различными и соответствуют экологическим условиям их природных местообитаний. Брефельд добивался спороношения сумчатых грибов, культивируя их при недостатке кислорода. Бессонов достигал того же, выращивая виды *Aspergillus* на среде с высокой концентрацией сахара; при этом воз-

никали условия восстановления, так как сахар, окисляясь, снижал содержание кислорода в среде.

Беккер пишет, что у дрожжей образованию спор способствует сильная аэрация, что достигается культивированием их на гипсовых блоках, погруженных основанием в воду. Сходные условия создаются при культивировании дрожжей на среде Городковой при обильном азотном питании и недостатке углеводов, т. е. «восстановителей».

Спороношению грибов, особенно высших, благоприятствуют условия относительного голодания после обильного питания; возможно, что это связано с остановкой роста. Так, у ржавчинных грибов телейтоспоры возникают при недостатке углеводов в стебле растения-хозяина в период цветения или в темноте — в отсутствие фотосинтеза.

Н. Д. Иерусалимский (1963) указывает, что образование конидий у плесневых грибов обусловлено подсыханием субстрата, что затрудняет приток питательных веществ. То же наблюдается при повышении осмотического давления или снижении концентрации питательных веществ. В этих случаях конидии образуются и на погруженном мицелии.

Эти данные о низших растениях показывают, что сходное влияние различных внешних факторов на их репродуктивное развитие может быть обусловлено следующими причинами: 1) различные внешние факторы порождают сходные условия, способствующие образованию репродуктивных органов (например, сходный окислительно-восстановительный режим, сходные условия питания и т. д.); 2) различные внешние факторы могут непосредственно вызывать появление внутренних факторов репродуктивного развития (в результате голодания или, наоборот, накопления пластических веществ в организме).

Мы рассмотрели влияние внешних условий на некоторые внутренние факторы репродуктивного развития. Влияние внешних условий, определяющих наступление репродуктивной фазы, не ограничивается их воздействием на «соматические» факторы, а распространяется и на функционирование генома. Изменение трофических факторов, метаболизма под влиянием внешних условий отражается на активности генов (их репрессии и дерепрессии). Об этом свидетельствует, в частности, изменение распределения митотической активности клеток в апексе при переходе конуса нарастания в репродуктивную фазу.

Все приведенные данные показывают, что внешние условия влияют на развитие растений через изменение внутренних факторов. Зависимость внутренних факторов от внешних, очевидно, противоречит представлению о том, что первые являются главными, ведущими в развитии, а вторые второстепенными.

Заключение

Вопрос о соотношении внешних и внутренних факторов в жизни и развитии организмов имеет теоретическое и практическое значение. Его решение важно при разработке методов регуляции их развития, длительности жизни, продуктивности.

Среди различных представлений о роли внешних и внутренних факторов следует выделить две крайние и в равной мере ошибочные концепции — автогенез и эктогенез. По первой концепции внутренние факторы — это причины развития, определяющие его специфику, а внешние — его условия. Согласно второй концепции (в ее крайнем выражении) главную роль играют внешние факторы, формирующие организмы, подобно скульптору, который лепит из глины те или иные формы. Обе эти концепции при всей их противоположности имеют нечто общее — они наделяют особой формообразовательной активностью только организм (автогенез) или же только среду (эктогенез) и рассматривают их взаимоотношения как результат одностороннего действия одной, активной, субстанции (организма или среды), на другую, более или менее пассивную.

Для выяснения соотношений внешних и внутренних факторов в жизни и развитии организмов важное значение имеет системный подход.

Представление о природе как иерархии соподчиненных систем разного ранга заставляет по-новому оценить соотношение внешнего и внутреннего, организма и среды. Согласно этой концепции, организмы являются элементами более или менее целостных систем разного ранга (популяций, видов, биогеоценозов и т. д.). Взаимодействие элементов системы определяет ее свойства, а система как целое в свою очередь влияет на свойства ее частей — особей, на их жизнедеятельность, структуры функции, развитие, изменение. Внешние для организма факторы могут быть внутренними для тех систем, в состав которых они входят. Из этого следует, что влияние внешних факторов на жизнь и развитие организмов является значительно более глубоким и закономерным, более сложным и многосторонним, чем это представлялось ранее. Прямые и обратные связи (трофические, метаболические, конкурентные, симбиотические и др.) организма с другими биотическими и абиотическими компонентами систем являются источниками многообразной информации, влияющей на его развитие, морфогенез.

Внутренние факторы систем более высокого уровня являются внешними для систем низшего уровня. Так, гормональные, трофические и другие факторы внутренней среды организма могут быть внешними для его клеток, тканей и органов. Внешние для организмов факторы не являются для них абсолютно внешними, если они представляют собой продукт их средообразующего действия. Таким образом, понятия внешнего и внутреннего применимы как к организму, так и к среде. Организмы имеют «свое внешнее»— их внутреннюю среду; внешняя же среда, будучи организована в определенные системы (экосистемы, биогеоценозы и др.) является носителем присущих им внутренних факторов. При оценке роли внутренних факторов в жизни и развитии к ним, очевидно, надо относить не только генотип, структуры и функции организма, но в известной мере и внутренние факторы тех надиндивидуальных систем, компонентами которых они являются (подобно тому, как к внутренним факторам, определяющим жизнь и развитие клеток организма, относят не только внутриклеточные системы, но отчасти и целостноорганизменные факторы, противопоставляемые условиям внешней среды).

При изучении взаимоотношений организма со средой внутренние факторы прежде считались атрибутом организма, а внешние отождествлялись с условиями среды. Внешнее и внутреннее мыслились как абсолютные противоположности. Однако исследование организмов и среды не в статике, а в динамике, изучение обмена веществ и энергии между ними, процессов ассимиляции и диссимиляции, образования и разложения их биомассы, их средообразующего действия показало связь, взаимный переход, взаимообусловленность внешнего и внутреннего.

Одним из доводов в пользу признания главной роли внутренних факторов в жизни организмов являются данные о системах регуляции, обеспечивающих относительную стабильность развития в варьирующих условиях среды. Однако известная устойчивость жизненно важных процессов развития достигается за счет более или менее значительных изменений функций и структур организма соответственно изменениям внешних условий. Например, у растений изменяются рост и развитие, их ритмы. Если же условия среды выходят за критические пределы, происходит переход их в состояние покоя или отмирание. Самые совершенные системы регуляции, обеспечивая адаптацию к внешним условиям, не устраняют зависимости жизни и развития организмов от среды. Весьма существенно также, что регуляция жизненных процессов организма обусловлена не одними внутренними факторами, а их взаимодействием с внешними (например, наличие пороговых температур для прорастания семян, роста, яровизации; существование определенных фотопериодов, необходимых для наступления цветения и т. д.). Роль внешних факторов как регуляторов жизни и развития особенно велика в сложных системах

надорганизменного уровня (биогеоценозах и др.). Температурные, световые, трофические и другие условия в этих системах, их абиотические и биотические факторы, связи и взаимодействия, регулируют рост и развитие организмов, их морфогенез, длительность жизни. При этом главное значение процессы регуляции могут приобретать не в обеспечении стабильности жизни особей, а в устойчивости популяций, экосистем. Более того, их устойчивость нередко достигается за счет регуляции численности особей, их отмирания (например, при развитии древостоев).

Таким образом, жизнь и развитие организмов регулируются не только внутренними, но и внешними для них факторами (в частности, внутренними факторами тех систем, компонентами которых они являются).

Каковы же причины относительной устойчивости наиболее важных жизненных функций и развития в варьирующих условиях среды? Несомненно велико значение внутренних факторов — регулирующих механизмов. Но внешние факторы также включаются в системы регуляции как их элементы (например, фотопериод, температура, освещение и т. д.).

Адаптация к условиям среды достигается не только формированием внутренних механизмов регуляции жизнедеятельности организмов, но и установлением их связей с внешними, сигнальными, факторами. Таким образом, возникают системы регуляции жизнедеятельности и развития, включающие как организмы, так и среду их обитания (или по крайней мере ее физиологически действующие факторы). Роль таких надорганизменных систем регуляции особенно очевидна, если они принадлежат хорошо сформированным более или менее целостным природным системам (популяциям, биогеоценозам). Все это показывает, что организмы не являются автономными от среды не только вследствие обмена веществ и энергии между ними, но и в отношении факторов регуляции их жизни и развития.

Действие регулирующих механизмов может быть многообразным. Например, относительная устойчивость развития в определенном диапазоне колебаний условий среды может обеспечиваться сходством физиологических и морфогенетических реакций в этом диапазоне (см., например, Шмальгаузен, 1968). Известная стабильность жизненных процессов обеспечивается также адаптациями, ослабляющими влияние резких колебаний факторов внешней среды (изменение ритмов развития соответственно сезонным и другим ритмам метеорологических факторов; регуляция теплового и водного режимов с помощью структурных и физиологических приспособлений и т. д.). Но следует отметить еще одну важную причину относительной устойчивости жизни и развития — сходный эффект действия различных внешних условий на внутренние факторы организмов. Этот эффект в ряде случаев обусловлен влиянием внешних факторов друг на друга. Так, усиление освещенности способствует повышению температуры воздуха и уменьшению относительной влажности. Иначе говоря, косвенное действие одних факторов может заменить прямое действие других.

Различные внешние факторы могут сходно влиять на организм вследствие их сходного действия на его состояние и функции. Например, такие различные факторы, как почвенная засуха, недостаточная аэрация или избыточное увлажнение почвы могут сходно влиять на поглотительную способность корней и водный баланс растений.

Изменение внешних факторов вызывает изменение внутренних. С другой стороны, изменение внутренних факторов (структур, функций, метаболизма) в процессе развития и при варьировании условий среды влечет за собой изменение реакций на внешние условия (температуру, освещение, питание и т. д.), изменение обмена веществ и энергии организма со средой и его средообразующего действия. Взаимозависимость внутренних и внешних факторов, очевидно, не позволяет рассматривать те или другие как главные или второстепенные в жизни и развитии.

Сходное действие различных внешних факторов на жизненные процессы может определяться их сложностью, многофазностью. Таковы,

например, брожение, дыхание, процессы синтеза веществ и образования структур, митоз. Поэтому различные внешние и внутренние факторы (кислород, гормоны, питательные вещества и др.), обладая разным действием и влияя на разные фазы одного и того же процесса, могут в конечном счете вызывать сходный эффект — его торможение или ускорение.

Для понимания роли внешних и внутренних факторов представляют интерес сведения о репродуктивном развитии растений. Согласно ряду данных, внешние факторы (определенная температура, длина дня, интенсивность и спектральный состав света и т. д.) вызывают переход конуса нарастания в репродуктивное состояние вследствие изменения белкового и нуклеинового обмена и других биохимических процессов. С этими процессами связано изменение интенсивности и локализации клеточных делений в конусе нарастания, процессов дифференцировки, органогенеза и т. д.

Таким образом, внешние факторы влияют на репродуктивное развитие через изменение внутренних (метаболических и морфогенетических) факторов. Это подтверждается возможностью частичной замены некоторых внешних факторов цветения веществами, образующимися в растении. Например, гиббереллин обеспечивает цветение длиннодневных видов при неблагоприятном фотопериоде, заменяя длинный день.

Среди внутренних условий, необходимых для образования и роста репродуктивных органов, важную роль играют трофические факторы. Поэтому различные внешние условия, способствующие накоплению в конусах нарастания побегов необходимых пластических и физиологически активных веществ, могут оказывать сходное влияние на репродуктивное развитие. Так, накопление ассимилятов в точках роста возможно при низкой температуре, при высокой интенсивности освещения, увеличении длительности дня.

Итак, сходное действие различных внешних условий на репродуктивное развитие (ускорение или задержка цветения) определяется их сходным влиянием на его внутренние факторы (трофические, метаболические и др.). Этот вывод подтверждается данными, полученными на низших растениях.

Сходное влияние различных внешних условий на те или иные процессы развития можно объяснить и так. Достаточно контрастных вариантов развития (например, размножение или дифференцировка клеток; вегетативное или репродуктивное развитие и т. д.) меньше, чем сочетаний внешних факторов, влияющих на эти процессы. Поэтому возможно более или менее значительное совпадение действия различных комбинаций внешних условий.

В заключение нам хотелось бы отметить следующее. Внешние факторы можно считать ведущими в том отношении, что жизнь с ее специфическими чертами — продукт условий, существовавших и существующих на земле, и все ее структурные и функциональные компоненты в конечном счете определяются внешней средой, ее веществами и энергией, их структурой и свойствами. С другой стороны, внутренние факторы, видимо, являются главными в том смысле, что они несут основную информацию о развитии организма, которая по ряду данных значительно превышает информацию, поступающую из среды.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1952). Экспериментальный анализ понятия «чувствительность». Изв. АН СССР, сер. биол., 4. — Александров В. Я. (1964). Проблема авторегуляции в цитологии. II. Репараторная способность клеток. Цитология, VI. — 2. — Александров В. Я. (1966). Регуляционные процессы в клетках. В кн.: Руководство по цитологии, II. — Александрова В. Д. (1961). Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXVI, 3. — Александрова В. Д. (1963). Опыт анализа явлений саморегуляции в фитоценозе с точки зрения некоторых идей кибернетики. В сб. 2: Применение математических методов в биологии. — Алов И. А. (1964). Очерки физиологии митотического деления клеток. — Беккер З. Э. (1963). Физиология грибов и их

практическое значение. — Беклемишев В. Н. (1966). Пространственная и функциональная структура популяций. Бюлл. МОИП, отд. биол., LXV, 2. — Бернар К. (1878). Курс общей физиологии. Жизненные явления, общие животным и растениям. — Библь Р. (1965). Цитологические основы экологии растений. — Браун А. Д. (1966). Повреждение и возбуждение клеток. В кн.: Руководство по цитологии, II. — Бутенко Р. Г. (1964). Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. — Бутенко Р. Г. (1970). Тотипотентность растительной клетки и культура тканей. В сб.: Культура изолированных органов, тканей и клеток растений. Тр. Всес. конф. 22—26 янв. 1968 г. — Василевич В. И. и В. С. Ипатов. (1969). Некоторые черты надорганизменных системных уровней. Ж. общ. биол., XXX, 6. — Гукасян И. А., М. Х. Чайлахян, Э. Л. Миляева. (1970). Влияние длины дня и гиббереллина на скорость роста, цветения и дифференциации апексов периллы красной. Физиол. раст., 17, 1. — Гупало П. И. (1969). Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. — Дубров А. П. (1968). Генетические и физиологические эффекты действия ультрафиолетовой радиации на высшие растения. — Завадский К. М. (1961). Учение о виде. — Завадский К. М. (1966). Основные формы организации живого и их подразделения. — Залкинд С. Я. (1966). Клеточное деление. В кн.: Руководство по цитологии, II. — Иерусалимский Н. Д. (1963). Основы физиологии микробов. — Кружилин А. С., З. М. Шведская. (1966). Биология двулетних растений. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В кн.: Полев. геоботаника, 1. — Лавренко Е. М. (1964). Об уровнях изучения органического мира. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Леопольд А. (1968). Рост и развитие растений. — Лобашев М. Е. (1967). Генетика. — Лысенко Т. Д. (1935). Теоретические основы яровизации. — Лысенко Т. Д. (1946). Агробиология. — Мейсель М. Н. (1950). Функциональная морфология дрожжевых организмов. — Мейсель М. Н., В. И. Бирюзова, Г. А. Медведева, Т. М. Волкова. (1967). Функциональная морфология дрожжевых митохондрий. Микробиология, XXXIV, 5. — Мошков Б. С. (1961). Фотопериодизм растений. — Насонов Д. Н. и В. Я. Александров. (1940). Реакция живого вещества на внешние воздействия. — Николаева М. Г. (1965). Физиология глубокого покоя семян. В кн.: Общие закономерности роста и развития растений. — Николаева М. Г. (1967). Физиология глубокого покоя семян.— Овчинников Н. Н., Н. М. Шиханова. (1964). Закономерности онтогенеза однолетних культурных злаков. — Разумов В. И. (1959). Двадцать пять лет теории стадийного развития растений. В сб.: Итоги и перспективы исследований развития растений. — Разумов В. И. (1961). Среда и развитие растений. — Светлов П. Г. (1960). Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез. В сб.: Вопросы цитологии и общей физиологии. — Серавин Л. Н. (1972). Анализ понятия «гомеостазис». В сб.: Механизмы регуляторных процессов. Тр. Петергофск. биол. инст. (ЛГУ), 21. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Хайлов К. М. (1966). Упорядоченность биологических систем. Усп. совр. биол., 61, 2. — Чайлахян М. Х. (1958). Основные закономерности онтогенеза высших растений. — Чайлахян М. Х. (1964). Факторы генеративного развития растений (25 ежегодн. Тимирязевск. чтение). — Чайлахян М. Х. (1970). Дискуссионное обсуждение. В сб.: Докл. Ереванск. симпоз. по онтогенезу высш. растений. — Чайлахян М. Х., Л. И. Янина и И. А. Фролова. (1971). Фотопериодическая и химическая регуляция цветения длинно-короткодневных растений. Физиол. раст., 17, 2. — Шенников А. П. (1950, 1954). Экология растений, 1-е и 2-е изд. — Шмальгаузен И. И. *(1961). Интеграция биологических систем* и саморегуляция. Бюлл. МОИП, отд. биол., XVI, 2. — Шмальгаузен И. И. (1964). Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. — Шмальгаузен И. И. (1968). Факторы эволюции, 2-е изд.— Cline M. G. a. A. O. Agater. (1970). Control of stem elongation and flowering in *Scrophularia marilandica*. Physiol. plantarum, 29, 5. — Lang A. (1965). Physiology of flower initiation. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, 15, 1. — Leopold A. C., K. V. Thiman. (1949). The effect of auxin on flower initiation. Amer. J. Bot., 36. — Salisbury F. B. (1961). Photoperiodism and flowering process. Ann. review plant physiol., 12. — Steward F. C., K. V. N. Rao. (1971). Investigations on the growth and metabolism of cultivated explants of *Daucus carota*. IV. Effects of iron, molybdenum and the components of growth promoting systems and their interactions. Planta, 99, 3. — Thomas R. G. (1961a). Correlations between growth and flowering in *Chenopodium*. I. Leaf and bud primordia. Ann. Bot. (London), 25. — Thomas R. G. (1961б). The relationship between leaf growth and induction of flowering in long-day plants. Naturwissensch., 4, 108. — Thomas R. G. (1963). Floral induction and the stimulation of cell division in *Xanthium*. Science, 140. — Zeevart J. A. D. (1962). Physiology of flowering. Science, 137.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 V 1972).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 082.2 : 581.9.0001.2 (571.1/.5)

Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири.

Изд. «Наука», Сибирск. отд., Новосибирск, 1971 : 1—336

E. P. MATVEYEVA. GEOBOTANICAL STUDIES IN WESTERN AND MIDDLE SIBERIA. 1971

Рецензируемый сборник — юбилейный. Он вышел из печати в виде ротапринтного издания, тиражом 600 экземпляров. Авторами его являются сотрудники лаборатории геоботаники Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР, отмечающей 25-летие своей деятельности.

Заведующая лабораторией и научный руководитель всех работ А. В. Куминова во вводной статье «Четверть века работы лаборатории геоботаники» осветила историю ее создания и развития, перечислив тематику и результаты исследований с 1945 по 1970 г. За это время коллектив сотрудников провел изучение разных типов растительности обширной территории Западной и Средней Сибири. Был собран и обработан гербарий и сделаны описания, составлены карты разных масштабов, которые послужили основой для написания и опубликования ряда монографий и многочисленных статей. Большое внимание было уделено изучению растительности кормовых угодий и разработке мероприятий по их рациональному использованию и улучшению.

В статье Е. И. Лапшиной «Новые карты растительности южной части Красноярского края», открывающей первый раздел сборника, сообщаются сведения о региональных картах разного масштаба, составленных за отчетный период. Упоминаются карты среднего масштаба Кемеровской области (Куминова, 1949), карты растительности Кулунды (Вандакурова, 1950). В 1948—1951 гг. Лапшиной была составлена «Карта растительности южной части Сибири» м. 1 : 2 500 000, вошедшая в опубликованную «Геоботаническую карту СССР» м. 1 : 4 000 000 под редакцией Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы (1954). В следующем пятилетии (1950—1955 гг.) завершилось крупномасштабное картирование растительности Горного Алтая в м. 1 : 25 000 (Лапшина, 1956; Куминова, 1957). Эти материалы легли в основу природного районирования Горного Алтая (Куминова, 1960). В 1956—1959 гг. аналогичные работы велись в западных предгорьях Алтая и в равнинной лесостепной и степной зонах Западной Сибири. Детальные крупномасштабные карты м. 1 : 25 000 составлены для ключевых и стационарных участков центральной части Барабинской низменности (Вагина, 1962) и лесостепи Приобья (Лапшина, 1963). Среднемасштабные карты для этих же районов использованы при дробном геоботаническом районировании (Вандакурова, 1957; Куминова, Вагина, Лапшина, 1963). С 1960 г. картографические работы велись в южной части Красноярского края (Лапшина, 1964; Зверева, 1970; Куминова, 1970). Собранные материалы послужат для составления среднемасштабной карты растительности этого обширного региона. Собран и готовится к печати картографический материал, подготовленный для сборника «Природа Сосьвинского Приобья».

Далее автор подробно рассматривает картографические работы по южной части Красноярского края и приводит сокращенный текст легенды среднемасштабной карты растительности для горных районов и предгорных котловин этой территории.

Статья Лапшиной, иллюстрированная схемой геоботанической изученности Западной Сибири и Красноярского края, дает ясное представление о масштабах и результатах работ, проведенных лабораторией за 25 лет в области картографирования и районирования растительности Алтая, Западной Сибири и Красноярского края.

Статья Г. Г. Павловой «Сравнительный фитоценотический анализ основных луговых формаций подтайги Правобережья Енисея» носит более частный характер и дает представление о конкретном участке растительного покрова. В статье дан систематический, биологический и экологический анализ флоры луговых формаций и для основных из них приведены данные о структуре, фитомассе и ее продукции. Следует отметить, что в разделе «Методика» не указан уровень срезания пробных укосов, и поэтому неясно, какой вид продуктивности (биологической или хозяйственной), фигурирует

в работе. Едва ли можно также считать удачным объединение в одну экологическую группу мезофитов и психромезофитов, так как они достаточно хорошо отличаются друг от друга во многих отношениях.

Еще более частный характер носит статья Э. А. Ершовой «Анализ видового состава ингрегации папоротника-орляка». В статье приводится картосхема района работ и ареал распространения этого папоротника.

Статья Г. А. Гиршович характеризует «Растительный покров района железной дороги Абакан—Тайшет». Район исследования очень разнообразен, что показано автором на схеме поясности растительности и в характеристиках растительности степи, лесостепи, лесов, лугов, болот и высокогорной тундры.

Статья И. М. Красноборова посвящена эколого-фитоценотическим особенностям некоторых формаций высокогорной растительности Западного Саяна, а статья того же автора и А. С. Королевой — новым и редким видам во флоре южной части Красноярского края.

Статьей А. В. Куминовой и Т. Г. Ламановой «Материалы к сравнительному анализу каменистых степей Хакассии и Алтая» заканчивается ботанико-географический раздел сборника. Все статьи этого раздела содержат новый интересный материал и вносят весомый вклад в познание ботанико-географических закономерностей распределения растительности по малоизученной части территории Сибири.

Статьи следующего раздела посвящены раскрытию связей и взаимодействия разных факторов среды обитания и конкретных растительных сообществ как основного компонента биогеоценозов. Они освещают результаты исследований конкретных фитоценозов разных типов растительности.

Н. Н. Лащинский и А. В. Ронгинская провели «анализ структуры травяного покрова паркового соснового леса» А. А. Храмов охарактеризовал работу южнотаежного Западно-Сибирского стационара, на котором ведутся исследования разных типов леса по Международной биологической программе (МБП).

Статья Л. А. Игнатьева также посвящена результатам изучения лесных сообществ, в частности, особенностям биологического круговорота азота и минеральных элементов в некоторых типах леса Среднего Приобья.

Ю. М. Маскаев посвятил свою работу взаимоотношениям леса со степью и лугом в контактной полосе на территории островных степей Сибири (Канская лесостепь).

Статья Т. А. Вагиной и Н. Г. Шатохиной освещает «Особенности накопления фитомассы в разных типах травянистой растительности Барабинской комплексной лесостепи». Работа выполнена на биогеоценологическом стационаре «Карачи» (по МБП). Результаты этих исследований представляют большой научный интерес, так как они получены в результате многолетних исследований, начатых в ботанико-географическом плане еще в 1957 г. Стационарные исследования лугов проводились в 1950—1959 гг., их результаты освещены в монографии «Луга Барабы» (Вагина, 1962). Готовится к печати вторая монография того же автора «Луга Барабы, их состояние, использование и улучшение». С 1967 г. начаты исследования по теме «Стационарное и экспериментальное изучение состава, структуры и динамики типичных фитоценозов лесостепной зоны Западной Сибири в связи с их биологической продуктивностью» (по МБП). В работе участвуют специалисты разных профилей (почвоведы, зоологи и др.). Статья Вагиной и Шатохиной содержит уникальные сведения о биологической продуктивности и ее структуре, касающиеся ряда травяных сообществ изученного участка Барабы.

Последний раздел сборника имеет прикладной аспект. Статья А. В. Куминовой «Природные сенокосы и пастбища Сибири и вопросы их рационального использования» освещает состояние изученности кормовых угодий, их значение в кормопроизводстве и перспективы рационального использования и улучшения. Текст иллюстрирован схемами, диаграммами, данными о площадях кормовых угодий и продуктивности разных типов сенокосов и пастбищ. В статье сообщается, что прикладные исследования проведены сотрудниками лаборатории геоботаники на территории 380 совхозов и колхозов, площадью около 3 млн га. Эти исследования особенно ценны потому, что они выполнены под руководством высококвалифицированного ученого-геоботаника А. В. Куминовой, успешно решающей как теоретические вопросы, так и задачи кормопроизводства.

Последняя статья сборника — работа Н. В. Логутенко «Геоботаническое обоснование лугопастбищного хозяйства в Приобье». Она имеет еще более прикладное значение и представляет ценность для организации рационального использования кормовых угодий с целью получения высоких урожаев травы и сена и сохранения хорошей продуктивности сенокосов и пастбищ. Однако эта статья местами плохо отредактирована (стр. 280, абзац 2 — «в связи с этим», а должно быть «между тем»; стр. 285, абзац 2 — «по склонам глубоко врезавшихся лугов и долин небольших речек в виде березовых редколесий» и т. д., стр. 289, абзац 2 — «Наиболее крупные массивы по плакорам полностью распаханы, о чем свидетельствуют черноземные почвы»). Вольно обращается автор и с названиями растений (стр. 300, абзац 3 — *Rumex aquatilis* вместо *R. aquaticus*, щавель водяной вместо водный, а на стр. 301 написано правильно — «водный»).

В целом, сборником посвященным результатам 25-летних исследований Лаборатории геоботаники Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР, она достойно отметила свой юбилей. В нем закономерно сочетаются итоги обширных ботанико-географических и глубоких стационарных фито- и биогеоценотических исследований с решением прикладных вопросов.

В конце книги имеется список монографий и статей (160 наименований), опубликованных сотрудниками Лаборатории геоботаники за 25 лет.

В заключение остается пожелать юбилярам такой же плодотворной деятельности и в последующие годы.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 VII 1972).

УДК 019.941 :082.2 : 576.1

Проблемы эволюции, т. II. Под ред. Н. Н. Воронцова. Изд. «Наука», Сибирск. отд., Новосибирск, 1972 : 1—298. Тираж 3500

L. I VAKHTINA. (REVIEW). PROBLEMS OF EVOLUTION, VOL. II. 1972

Второй том «Проблем эволюции», как и предыдущий, не является узкоспециализированным. Представленные в нем работы охватывают широкий круг вопросов эволюции, таксономии и систематики.

Раздел «Общие вопросы» включает статьи В. А. Ратнера «О некоторых молекулярных критериях дивергенции, конвергенции и систематики», М. М. Камшилова «Фенотип и генотип в эволюции» и А. А. Любищева «К логике систематики».

В. А. Ратнер подробно анализирует накопленные за последнее десятилетие материалы по структурному сходству и различию полипептидных цепей, обусловленному в основном аминокислотными заменами, а также по степени гомологичности дезоксирибонуклеиновых кислот (ДНК), выделенных из разных животных и растительных организмов. Этот материал все шире используется для определения темпов эволюции, времени дивергенции различных таксонов, степени их родства. Рассматривается также порядок расположения генетических элементов в геноме, факторы, определяющие его относительную стабильность при микро- и макроэволюционных процессах и возможности его использования как критерия в систематике.

Статья, написанная в доступной для биологов разных специальностей форме, дает прекрасное представление о принципах и методах использования молекулярно-генетических данных для решения эволюционных проблем. Несомненно, что роль молекулярно-биологических исследований для эволюционной теории и систематики с каждым годом будет усиливаться, и без учета генетико-биохимических данных серьезное рассмотрение эволюционных закономерностей уже в ближайшее время станет невозможным. В связи с этим особое значение приобретает анализ теоретических предпосылок, лежащих в основе интерпретации молекулярно-генетических данных. По нашему мнению, в рассматриваемой статье этим предпосылкам уделено недостаточное внимание. Вместе с тем представление о нейтральности для организмов многих аминокислотных замен, определяющей вероятностный характер накопления различий, и вытекающие из этого следствия (возможность установления времени дивергенции, отрицание возможности конвергентного сходства цистронов и др.), не являются достаточно обоснованными. Автору следовало бы также упомянуть, что на основе этого представления разрабатываются далеко идущие концепции о недарвиновском характере эволюции по многим биохимическим (и не только биохимическим) признакам.

М. М. Камшилов дает анализ взаимоотношений генотипической и фенотипической изменчивости и рассматривает пути преобразования генотипа (нормы реагирования) в результате отбора, всегда идущего по фенотипу. Этот анализ приводит автора к выводу, что необратимые изменения условий среды (главным образом изменения, вызванные жизнедеятельностью самих организмов) являются обязательными для эволюционных преобразований генотипа, и что «эволюируют не изолированные виды, а вся макросистема видов, организованная в биотическом круговороте». Важную роль в системе представлений, развиваемых Камшиловым как в рецензируемой статье, так и в его предыдущих работах, играют целостность биосферы (в духе теории В. И. Вернадского) и элементы «биоэктогенеза».

В статье **А. А. Любищева** подчеркивается назревшая необходимость «в продумывании общей теории в систематике и классификации», которая должна быть основана не на внешних по отношению к системам теориях (в том числе теориях эволюции), а на особенностях, присущих самим системам; последние по степени выраженности у них «системности» могут быть подразделены на высшие и низшие. По Любищеву, под системой в высшем смысле следует понимать многообразие с полным развитием принципа «системности», что почти совпадает с понятием целостности, причем природа этой целостности может быть совершенно различна. В статье содержится глубокий анализ логических (философских) посылок, используемых для построения различных

систем, что придает ей особый интерес, так как обычно в работах по эволюции и эволюционной систематике исходные логические постулаты не освещаются в связи с их кажущейся очевидностью.

Раздел «Эволюционная физиология» представлен статьей **О. Ю. Орлова** «Об эволюции цветного зрения у позвоночных». Эта статья, содержащая богатый материал, представляет интерес как для зоологов, так и для ботаников, так как в ней на конкретном примере показаны возможности многократной утраты и восстановления такого сложного и несомненно адаптивного признака, как цветное зрение. Независимость возникновения этого признака у многих современных групп позвоночных непосредственно затрагивает вопрос об использовании аналогичных и гомологичных признаков в филогении и систематике.

Статьи, затрагивающие общие вопросы эволюции и систематики, и тем самым представляющие большой интерес для ботаников, хотя они в основном и выполнены на зоологическом материале, содержатся и в остальных разделах, посвященных эволюционной морфологии и закономерностям филогенеза (А. В. Янковский «Повторение филогенеза в онтогенезе инфузорий», Е. И. Лукин «Проблема типов животного мира и проблема ароморфозов», А. П. Татаринов «Экологические факторы происхождения земноводных»), эволюционной биогеографии (С. М. Яблоков-Хнзорян), популяционному полиморфизму, изменчивости (в том числе географической) и естественному отбору (В. Е. Береговой, Ю. И. Новоженов, С. М. Яблоков-Хнзорян, И. Б. Волчанецкий, П. Я. Нудельман, А. Д. Базыкин), проблемам вида (таксономии) и изолирующим механизмам эволюции (В. А. Заславский, С. Д. Матвеев, С. И. Раджабли, Е. Н. Панов).

Заключительный раздел «Эволюционная ботаника» представлен статьей **В. Л. Рыжкова** «О совпадении тератологических и палеонтологических данных о происхождении центральной плаценты у покрытосемянных». Описанные ранее автором изменения плаценты при столбуре (которые «убедительно свидетельствуют о существовании по крайней мере двух исходных для покрытосемянных линий развития: одной, характеризующейся возникновением спороносной ткани на разветвлении плодолистика, и другой, при которой плодолистики развивались субмаргинально») сопоставляются с палеонтологическими данными последних двух десятилетий, касающимися происхождения плаценты у покрытосемянных, а также с некоторыми эмбриологическими данными. Автор отмечает, что «удивительное совпадение» тератологических данных с последовавшими через 20 лет палеонтологическими находками должно привлечь внимание к чисто тератологическим исследованиям; он указывает на возможности широких и строго запланированных экспериментальных исследований по тератологии покрытосемянных, которые, в частности, могли бы пролить свет на происхождение плаценты в разных группах покрытосемянных.

В разделе «Критика и библиография» помещена рецензия **Б. А. Старостина** на книгу Л. Ш. Давиташвили «Современное состояние эволюционного учения на Западе» (М., «Наука», 1966); рецензент подробно останавливается на многочисленных недостатках книги Давиташвили и дает ей негативную оценку.

В целом, содержание второго тома «Проблем эволюции» свидетельствует об определенном оживлении интереса советских биологов, вклад которых в развитие дарвинизма общепризнан, к вопросам эволюции и эволюционной систематики. Значение подобных исследований для развития ботаники очевидно. Тем большее сожаление вызывает отсутствие в рецензируемой книге статей ботаников-эволюционистов. В списке учреждений, принимавших участие в составлении II тома «Проблем эволюции», нет ни Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, ни ботанических институтов академий наук союзных республик. Нет статей по эволюции и эволюционной систематике растений и в предварительном оглавлении III тома «Проблем эволюции». Хотя эволюционные и популяционные исследования чаще основываются на зоологическом материале, чем на ботаническом, этим нельзя полностью объяснить отсутствие статей ботаников в «Проблемах эволюции». Очевидно, многие ботаники плохо информированы об этом полезном издании, осуществляемом в основном под руководством Сибирского отделения АН СССР и Дальневосточного научного центра. Привлечь внимание ботаников к этому изданию, которое по существу становится периодическим, посвященному широкому кругу вопросов микро- и макроэволюции, и было одной из целей настоящей рецензии.

Л. И. Вахтина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 VII 1972).

УДК 019.941.002.01 : 631.811.1 : 631.175 : 633.2.03

D. C. Whitehead. The role of nitrogen in grassland productivity. Comm. Bureau of pastures a. field crops, Bull. 48, 1970. (**Д. Уайтхед.** Роль азота в продуктивности лугов. Изд. сельскохозяйств. бюро пастбищных и культурных растений, бюлл. 48, 1970)

V. N. MAKAREVICH AND V. M. PONYATOVSKAYA. (REVIEW)]

Как видно из заглавия, целью данной книги, напечатанной в бюллетенях Бюро пастбищ и культурных растений, выпускаемых Институтом лугов в Хэрли (Англия), является изложение наиболее важных результатов исследований «экономики» азота на лугах в умеренных широтах. Однако рассматриваются преимущественно не естественные луговые сообщества, а посевы многолетних трав. Использовано 516 работ (в том числе 10 немецких, 7 голландских, одна французская, одна финская и одна шведская), относящихся большей частью к 60-м годам текущего столетия. Для советских исследователей ценность этого обзора в том, что в нем обсуждаются работы, опубликованные в малодоступных для нас изданиях: в бюллетенях Министерства сельского хозяйства Англии, различных опытных станций, колледжей и т. п. Большим недостатком является отсутствие сведений о работах советских исследователей.

Обзор разделен на три части: 1) общие сведения о круговороте азота в злаковых и злаково-бобовых травостоях, удобряемых или не удобряемых азотом; 2) влияние основных факторов, определяющих реакцию растений на внесение азотных удобрений (в качестве критерия принимается величина урожая надземной, реже также и подземной массы); 3) влияние азотного удобрения на химический состав и кормовые качества луговых травостоев в зависимости от их флористического состава, вида и дозы удобрения, сроков его внесения.

Автор исходит из обычной схемы круговорота азота в травяной экосистеме, с более детальным рассмотрением его частных этапов. Отмечается различная значимость этих этапов в зависимости от состава травостоя (злаковый или злаково-бобовый) и типа его использования (сенокосное или пастбищное, удобряется азотом или нет). Особое внимание уделяется возможности биологического ввода азота в систему: через ее бобовый компонент (симбиотическая фиксация азота атмосферы) или путем его усвоения азотофиксирующими микроорганизмами почвы. Рассматривается также вопрос о внесении минеральных и органических удобрений.

Количество биологически фиксируемого азота Уайтхед оценивает в мировом масштабе примерно в 100 миллионов тонн в год. Промышленная фиксация азота и внесение его в почву в виде удобрения дают 21.9 миллионов тонн в год (по данным 1967—1968 гг.): в Голландии 132 кг/га, в Западной Германии 36, в Англии 19, во Франции 6.2, в Австрии 4.5 и в Италии 4.0 кг/га.

Симбиотическая фиксация азота бобовыми анализируется в зависимости от света и температуры окружающей среды. Указывается, что при прочих благоприятных условиях в Новой Зеландии количество фиксируемого азота за год равнялось 600 кг/га, в Англии — 300—400 кг/га. Рассматриваются способы и условия перемещения азота, фиксированного бобовым компонентом, в злаки. Перемещение это происходит в основном в подземной сфере, главным образом после гибели бобового растения, при разложении его отмерших остатков; возможна и частичная передача азота при жизни растения — через корневые выделения. Подчеркивается значение фиксации азота свободно живущими почвенными микроорганизмами. Однако симбиотическая фиксация азота бобовыми сильнее повышает содержание этого элемента в почве, чем внесение азотных удобрений или даже чем несимбиотическая фиксация атмосферного азота. Накопление азота в почве может лимитироваться недостатком фосфора или серы, задерживающим рост бобовых, а следовательно, и симбиотическую его фиксацию.

Следующим этапом в разбираемой схеме круговорота азота является поглощение этого элемента травоядными животными и вынос его из системы атмосфера—почва—растение—животное—почва с продуктами животноводства, а также частичный возврат его с экскрементами. Потребность в азоте у жвачных травоядных животных составляет 1.4% от общего веса корма, что соответствует 9% сырого протеина. Автор полагает, что такое содержание азота в пище необходимо для поддержания соответствующей активности микроорганизмов, населяющих рубец; для высокопродуктивных сельскохозяйственных животных содержание азота в корме следует повысить до 2.2—2.4%.

На накопление азота в органическом веществе почвы влияют количество и химический состав разлагающихся растительных остатков. Приводится таблица содержания углерода и азота в растительной массе различных видов злаков и бобовых (для всей особи, ее отдельных частей и органов); указывается соотношение между этими элементами: в корнях злаков оно обычно выше 30 : 1, в корнях бобовых — несколько ниже, а иногда даже меньше 20 : 1. Известно, что разложение органического вещества часто ведет к иммобилизации азота, по крайней мере временной. Иммобилизация азота в органическом веществе почвы происходит обычно тогда, когда отношение C : N в разлагающихся остатках больше 30 : 1, а заметная минерализация азота — при отношении C : N меньше 20 : 1 (реже при 25 : 1). На соотношение между иммобилизацией и минерализацией азота влияет также продолжительность периода разложения. Раститель-

ный материал с исходным отношением C : N около 30 : 1 чаще всего сперва иммобилизует содержащийся в нем азот, а затем и высвобождает часть его (после нескольких недель разложения).

Особо рассматриваются вопросы высвобождения минерального азота из растительных и животных остатков, а также из органического вещества почвы под влиянием почвенных микроорганизмов. Подчеркивается, что этот процесс возможен даже при температуре 5°.

Потеря минерального азота в результате вымывания его из почвы под злаковым травостоем в большинстве случаев незначительная вследствие интенсивного поглощения этого элемента растениями; бобовые такой способностью удерживать минеральный азот не обладают.

Потеря газообразного азота в результате деятельности денитрофицирующих микроорганизмов невелика; значительной она может быть только в почве, богатой растворимыми формами азота; с повышением pH почвы эта величина понижается. Значительное замедление указанного процесса при температуре ниже +5° дает основание полагать, что потеря газообразного азота зимой в умеренных широтах крайне незначительна.

После подробного анализа всех этапов круговорота азота автор обзора приходит к выводу, что практически невозможно точно рассчитать все величины азота на входе и выходе экосистемы и определить интенсивность его перехода из одного состояния в другое в течение вегетационного периода в полевых условиях (особенно учитывая многообразие реакций растений на сложный комплекс внешних условий и возможность вторичного использования растениями некоторого количества азота). Приводится несколько вариантов графических схем круговорота азота для многолетних злаковых и злаково-бобовых травосмесей, выкашиваемых и невыкашиваемых, удобряемых азотом или неудобряемых.

Вторая часть обзора посвящена анализу реакций травосмесей на удобрение азотом в различных условиях внешней среды. У удобренных растений изменяются морфологические особенности, возрастает количество побегов, увеличивается листовая поверхность, усиливается рост корней. Одновременно наблюдается уменьшение веса подземных органов по сравнению с весом надземной части особи, увеличение диаметра корней при уменьшении их количества; возрастает интенсивность поглощения азота корневыми системами.

При обычных дозах удобрений отзывчивость растений на азот понижается с уменьшением естественной освещенности по сравнению с полной. Однако в вариантах с более низкой нормой удобрений изменение освещенности оказывало сравнительно малое влияние на величину урожая. Большое значение имеет также длина дня. В контролируемых условиях среды (в опытах с райграсом многолетним) обнаружено, что повышение урожая в результате внесения в почву 92 и 184 кг/га азота при длине дня 12 часов было на 30—50% выше, чем при 8-часовом дне.

Проследить с такою же четкостью влияние температуры на отзывчивость злаков на азот не удалось. Имеющиеся в литературе данные по этому вопросу для разных видов растений и разных почв очень противоречивы. В связи с этим автор обзора приходит к выводу, что влияние света и температуры на реакцию растений на удобрение азотом зависит скорее от их биологической природы, нежели от непосредственного влияния температуры и света на процесс поглощения азота растением.

Особо рассматриваются данные о влиянии других элементов минерального питания, а также орошения на эффективность различных форм азотных удобрений. Приводятся сведения об ограничивающем действии недостатка K и P.

Большое внимание уделяется анализу влияния азотных удобрений на закалку и устойчивость растений к грибным заболеваниям, приводятся симптомы страдания растений от недостатка азота. Для диагностики обеспеченности почвы азотом химическому анализу почв предпочитается анализ растительной массы.

Рассматриваются вопросы использования растениями азотных удобрений. Указывается, что дикие кормовые травы используют их эффективнее, чем культурные растения (примерно в 1.5 раза). Интенсивность поглощения азота зависит от флористического состава и возраста травосмеси, а также от фазы вегетации. Специальными опытами было определено накопление азота в течение вегетационного периода в растительной массе разных видов: у *Dactylis glomerata* — 23.4 кг/га, у *Phleum pratense* — 22.4 кг/га, у *Lolium perenne* — 19.6 кг/га, у *Festuca pratensis* — 18.6 кг/га. Самым низким было количество азота, накопленное в растительной массе видов *Agrostis*.

Третий раздел обзора касается влияния азотных удобрений на состав и качество травостоя в посевах многолетних травосмесей. Внесение азота стимулирует кущение и разрастание злаков и снижает тем самым рост бобового компонента травостоя. Подавление бобовых растений может быть снято периодическим срезанием или подкашиванием разрастающегося злака, а также дополнительным внесением калия; последний прием оказался особенно плодотворным на почвах, бедных калием. Клеверный травостой имеет более высокое содержание азота, чем злаковый, даже в том случае, если в почву под злаковые посевы вносятся умеренно высокие дозы азота. Наиболее высокое содержание азота обнаружено в белом клевере *Trifolium repens* (3.5—5%), несколько меньше его в красном клевере *T. pratense* и еще меньше в люцерне. При применении азотных удобрений наблюдается тенденция к возрастанию содержания азота в злаках.

Общий эффект от внесения азотных удобрений под злаково-бобовые травосмеси сильно колеблется и зависит от доз и форм удобрений, кратности и сроков их внесения,

сроков отчуждения травостоя, видового состава последнего и его химического состава, одновременного внесения других видов минеральных удобрений. Выявлено влияние разных азотных удобрений на соотношение в травостое различных видов злаков. Например, внесением азотных удобрений в форме $Ca(NO_3)_2$ в количестве 200—300 кг/га азота в год можно увеличивать в травостое массу более ценных злаков (*Lolium perenne* и *Dactylis glomerata*) при подавлении менее ценных видов (*Agrostis*, *Holcus*, *Poa* и др.). Преобладание того или иного вида определяется дозой и видом удобрения, почвенными и климатическими условиями, конкурентными возможностями разных видов растений в травосмесях.

Увеличение доз азота ведет к уменьшению в растительной массе сухого вещества. Так, при внесении азота от 0 до 800 кг/га в год в райграсе (*Lolium perenne*) среднее содержание сухого вещества падало с 23 до 17%; одновременно сокращалось содержание в нем растворимых углеводов. На содержание целлюлозы и лигнина в травостое внесение азотных удобрений оказывало незначительное влияние. Заметные отклонения наблюдались в полисахаридной фракции водонорастворимых углеводов. На содержание жиров и жирных кислот в растениях азотные удобрения сколько-нибудь заметного влияния не оказывали. Внесение азотных удобрений значительно повышает содержание в растениях каротина (на 40%) и концентрацию витаминов А и В; концентрации витаминов С, Д и Е при средних дозах азота возрастают, а при высоких — падают. Есть сведения, что азотные удобрения повышают содержание рибофлавина. Информация о влиянии азотных удобрений на содержание алкалоидов в травах ничтожна. Степень указанных изменений зависит от вида растений.

По мере увеличения дозы азотных удобрений возрастает содержание общего и нитратного азота в травостое. Эффект зависит от продолжительности периода между внесением азота и отчуждением травостоя. При этом имеют значение погодные условия и общий режим минерального питания. Как в злаках, так и в бобовых бо́льшая часть общего азота представлена органическими соединениями: аминокислотами, амидами, пептидами и т. д. Неорганический азот в виде аммонийного встречается в виде следов. Единственной формой неорганического азота, накапливающейся в травостое в заметных количествах, являются нитраты. Содержание их в растениях зависит от интенсивности света и температуры.

В специальной главе приводятся данные по влиянию азотных удобрений на содержание зольных элементов (макро- и микроэлементов) в травостое. Увеличение процентного содержания Р и К, так же как и других элементов, наблюдается только при достаточном их количестве в почве; в ином случае содержание зольных элементов в растительной массе удобряемых азотом растений падает. При этом имеют значение форма вносимых удобрений, их доза, а также реакция и механический состав почвы. Так, в вегетационных опытах установлено повышение содержания Са в растениях при внесении нитратного азота; в то же время внесение аммонийного азота снижало содержание этого элемента. После внесения аммонийных удобрений в глинистых почвах содержание кальция в растениях было в среднем на 8%, а на песчаных на 22% ниже, чем в травостое, получавшем $Ca(NO_3)_2$.

Особая глава посвящена влиянию азотных удобрений на вкусовые качества, усвояемость и переваримость растительной массы травостоя (в свежем виде и в виде сена) при использовании его скотом. Коровы при прочих равных условиях предпочитают травостой с участков, не удобренных азотом. При стравливании молодого травостоя (весеннее отчуждение его) степень его поедаемости снижалась в следующей последовательности: травостой с участков, удобренных натриевой селитрой, — нитратом аммония — сульфатом аммония — мочевиной — фосфатом аммония. При осеннем стравливании картина была несколько иной: сначала поедался травостой, удобренный нитратом аммония, затем фосфатом аммония — натриевой селитрой — сульфатом аммония — мочевиной. Усвояемость и переваримость растительной массы от качества азотных удобрений почти не зависели.

Рассматривается также опосредованное (через растение) влияние азотных удобрений на продуктивность сельскохозяйственных животных.

Приведенный перечень рассмотренных вопросов показывает объем и сложность изучаемой проблемы. Автором проделана большая работа по сведению разбросанных в литературе данных, составленный им обзор представляет несомненный интерес. В то же время полное незнание работ советских исследователей (Д. Н. Прянишникова, Е. Н. Мишустина и др.) сильно снижает качество обзора, делая его в ряде случаев поверхностным. Автор часто ограничивается констатацией фактов, не вскрывая причинные связи и механизмы, определяющие отношения в системе атмосфера—почва—растение—животное—почва.

В. Н. Макаревич и *В. М. Понятовская.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 VI 1972).

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ

УДК 581.524.4 (665.2)

Н. А. Базилевская

ПЯТЬ ЛЕТ В ГВИНЕЕ
II. ВЕРХНЯЯ И ЛЕСНАЯ ГВИНЕЯ

N. A. BAZILEVSKAYA. FIVE YEARS IN GUINEA. II. THE UPPER AND FOREST GUINEA

В статье описаны два района Гвинейской Республики — Верхняя и Лесная Гвинея. Развитие земледелия особенно сильно отразилось на Верхней Гвинее, где сравнительно ровный рельеф позволяет использовать большие площади под культуру риса. Естественный растительный покров здесь значительно нарушен. В Лесной Гвинее идет все более интенсивное наступление саванны на первичные леса, которые к тому же уничтожаются пожарами. Происходит замена девственного леса породами вторичного происхождения.

Хребты Фута-Джаллона, основного горного массива Гвинеи, постепенно понижаются к северу и востоку и переходят в плато Верхней Гвинеи. По физико-географическим условиям Верхняя Гвинея значительно отличается от всех областей Гвинеи и приближается к соседней стране Мали. Климат здесь суше и жарче. Максимальная температура достигает в некоторые годы 40°, большей частью превышая 35°. Минимальная никогда не спускается ниже 13°. Количество осадков в редкие годы достигает 2500 мм. Сухой период выражен не так резко, как в Нижней Гвинее, и полное отсутствие дождей иногда наблюдается только с декабря по февраль—март. Однако относительная влажность воздуха в Верхней Гвинее очень высокая и нередко достигает 99—100%.

С ботанической точки зрения Верхняя Гвинея представляет наименьший интерес: за последние годы здесь сильно развивается земледелие и первоначальная растительность почти исчезла, аспект значительно изменился и флористический состав отличается от тех описаний, которые были даны Обревиллем (Aubréville, 1949, 1950), Шевалье (Chevalier, 1949, 1952), Шнеллем (Schnell, 1957), Стинтопф-Нильсен (Steentopf-Nielsen, 1965).

Плато Верхней Гвинеи распахано на большей части территории: здесь начата интенсивная культура риса, с каждым годом охватывающая все большие площади. Первоначальной растительностью этого плато были саванны, значительно отличавшиеся по флористическому составу от саванн Нижней Гвинеи. Травянистые виды немногочисленны. «Слоновая трава» достигает не более 2—2.5 м и представлена преимущественно видами *Andropogon*. В открытых древесных саваннах, которые все время уничтожаются местным населением, преобладают *Isoberlinia dalzielii* и *I. doka*, а на сухих эродированных почвах *Monotes kerstingii*. Столь обычные для Нижней Гвинеи виды, как *Lophira alata*, *Daniellia oliveri*, встречаются редко.

В открытых лесных саваннах в районе Сигири нами отмечены: *Acacia* spp., *Combretum* spp., *Diospyros mespiliformis*, *Lannea* spp., *Monotes kerstingii*, *Parkia clappertoniana*, *Sterculia setigera*, *Syzygium guineense* var. *macrocarpum*, *Vitex doniana*, *Cussonia barteri*.

Из кустарников большинство видов те же, что и в Нижней Гвинее, но преобладает и очень характерна *Protea elliottii*, которая встречается на нижних плато Фута-Джаллона, а также *Annona senegalensis* и *Strychnos spinosa*. Там, где обеспечен природный дренаж, часто встречаются *Terminalia macrocarpa*, *Pseudocedrela kotschii*, *Acacia gourmaensis*, *Combretum nigricans* var. *elliottii*, *C. sericeum* (на железистых латеритах) и корневищное растение *Cochlospermum tinctorium*. Встречаются также 3 вида гладиолуса — *Gladiolus klattianus*, *G. primulinus*, *G. unguiculatus*. Последний вид имеет ароматные цветки и отличается от типичных представителей рода *Gladiolus* наличием на стебле листьев в виде чешуй. Африканские ботаники выделили этот вид в самостоятельный род, присвоив ему название *Tritoniopsis ramosa* var. *unguiculata*.

Все 3 вида гладиолуса очень декоративны. Из других травянистых видов здесь отмечены: *Urginea altissima*, *Kaempferia aethiopica*, *Costus afer*, *Amorphophalus* spp., *Cienfuegosia heteroclada*, *Curculigo pilosa*.

Лес приурочен в Верхней Гвинее только к долинам рек, хорошо дренированным. В его составе имеются виды, свойственные нижнему ярусу влажного леса, принадлежащие к семействам *Apocynaceae*, *Annonaceae*, *Caesalpiniaceae*. Но большинство видов все же относится к типичной растительности саванны: *Alchornea cordifolia*, *Pterocarpus santalinoides*, *Nauclea latifolia*. Характерные лесные виды отсутствуют или встречаются редко.

Основная культура Верхней Гвинеи — рис, занимает большую часть распаханных площадей и особенно поймы рек. По территории Верхней Гвинеи протекают крупные реки, Нигер и его главные притоки — Тинкиссо и Мило, а также многочисленные мелкие реки, которые обеспечивают поливное земледелие. Кроме риса, культивируются просо, сорго, кукуруза, огородные и плодовые растения.

В 5 километрах от Канкана, административного центра Верхней Гвинеи, находится опытная станция «Бардо», основанная еще французами для селекции риса. Покидая страну, они разорили станцию, но сейчас она постепенно восстанавливается. В Бардо выведено несколько ценных сортов риса, которые распространены в разных районах Гвинеи. Всего на станции в Бардо проходили сортоиспытание 976 сортов риса (Бахарева, 1970). После ухода французов на станции было налажено сортоиспытание хлопчатника, не давшее положительных результатов, а затем поставлены опыты с томатами. В 1970 г. в Бардо переведен агрономический факультет Канканского политехнического института, отстроены новые здания, оборудованы лаборатории.

Второй большой город Верхней Гвинеи — Сигири, расположен на берегу Нигера, недалеко от границы с Мали. Здесь находятся большие плантации риса в широкой пойме Нигера. Условия очень благоприятные и рис дает хорошие урожаи, однако в некоторые годы высокого половодья вода заливает всю долину и сносит посевы, как было, например, в 1968 г., когда мы посетили Сигири.

В 10 км от Сигири находится большой артельный плодовый сад, принадлежавший раньше протестантской миссии. Основные культуры: манго, авокадо, «яблоко кажу» — *Anacardium occidentale*. «Яблоком» называют сочное разросшееся цветоложе, достигающее величины довольно крупного яблока, округлой или грушевидной формы, желтого или красного цвета. «Яблоко» имеет приятный кисловатый вкус. Собственно плод — серый орех почковидной формы значительно меньших размеров, чем «яблоко», несъедобен: в его кожуре содержится цианистая кислота. Однако ядро ореха после удаления кожуры можно употреблять в пищу, оно имеет вкус миндаля.

В саду собраны сортовые коллекции всех плодовых культур, но настоящего сортоиспытания не ведется, сад имеет только коммерческое значение. Кроме плодовых, в нем выращиваются и огородные культуры: огурцы, томаты, перец.

В Верхней Гвинее очень развито рыболовство — это один из основных промыслов населения, также развито гончарное производство. Но особенно славится Канкан своими изделиями из слоновой кости: браслеты, кольца и разные безделушки, вырезанные из слоновой кости местными мастерами, можно назвать настоящими произведениями искусства. В небольших городках и поселках существуют также артели красильщиц; кустарные мастерские есть и в Сигири. В саваннах встречается растение с крупным корневищем *Cochlospermum tinctorium*, которое издавна используется для получения желтой краски. Встречается также *Indigofera tinctoria* и другие дикорастущие красильные растения.

Установить границу между В е р х н е й и Л е с н о й Г в и н е е й можно только в административном отношении. Природные условия не имеют резких границ и существуют такие постепенные переходы в растительном мире, рельефе, почвенном покрове, что сказать точно, где кончается Верхняя и начинается Лесная Гвинея, невозможно.

Лесная зона занимает юго-восточную часть Гвинеи, прилегающую к Берегу Слоновой Кости, Либерии и Сьерра-Леоне. В своем распространении эта зона связана с лесами экваториальной тропической Африки. Девственные леса Гвинеи, как и сопредельных стран, в значительной мере уничтожены местным населением, вырубающим и выжигающим лесные участки для освоения земли под культурные растения. Лесные пожары — явление очень распространенное в Гвинее — имеют огромное разрушительное действие. Они распространяются и на крутые склоны, где земледелие практически невозможно. Ежегодно гибнут большие площади леса и в соседних странах.

Во время наших экспедиций мы очень часто наблюдали эти лесные пожары — выгорали целые склоны гор и оставались одни обгорелые стволы на черной земле. Поджигая траву на участках, намеченных к освоению, население не обращает внимания на распространение огня за пределы этих участков, не останавливает движение пожара, который поглощает всю растительность вокруг. На освободившихся площадях — пожарищах, там, где из-за крутизны склона или полной непригодности почвы для возделывания никакие работы не производятся, поселяются новые виды, преимущественно травы и кустарники. Быть может, со временем здесь снова возникнет высокоствольный лес, но это уже будет «вторичный» лес, мало похожий по флористическому составу на первичные девственные леса.

Растительность Лесной Гвинеи привлекала внимание многих исследователей. Целый ряд работ посвятили этой стране Адам (Adam, 1947а, б, 1948, 1952, 1968), Обревилль (1949, 1950), Шнелль (1950, 1954, 1961). Изучение литературных данных

и, особенно, сравнение с современным положением, показывает, как сильно изменилась растительность Лесной Гвинеи за последние десятилетия.

Первичный девственный лес, занимавший раньше огромные территории, разрушен почти повсюду и на его месте развивается вторичный лес. Тип вторичного леса зависит от многих причин и факторов и в первую очередь от продолжительности интервалов между использованием участков под культуру и от числа лет, во время которых участок был использован. На расчищенных после выжигания травы полянах местное население размещает поля риса, кукурузы, сорго, маниока или фонио. Через 5—6 лет, а на некоторых участках и через 2—3 года, почва истощается, поля забрасываются, предоставляются естественному зарастанию. На них постепенно появляется травянистая растительность, затем древесная, преимущественно из низкорослых деревьев и кустарников, образующих непроходимые заросли: *Alchornea cordifolia*, *Macaranga heterophylla*, *M. huraefolia*. Колючие лианы *Acacia pennata*, *Smilax kraussiana* и разные виды *Dioscorea* заплетают их на большую высоту. Характерны высокие травянистые растения из сем. *Zingiberaceae*, *Marantaceae*.

На участках заброшенных ферм часто сохраняются растения с подземными клубнями, а также культурные или охраняемые деревья: *Elaeis guineensis*, *Chlorophora excelsa*, *Chrysophyllum perpulchrum*, разные виды со съедобными плодами. Зачастую остаются также лесные реликты, как например, *Ceiba thonningii*, *Bombax buonoposensis*, которые трудно выкорчевывать. Некоторые срубленные или упавшие деревья, поваленные ураганом, жгут на месте для получения угля. Живые деревья часто дают корневые отпрыски и могут служить для возобновления леса. Очень скоро заселяет новые площади «зонтичник» *Musanga smithii*, быстрорастущая порода с мягкой древесиной, с очень красивыми пальчатыми листьями, образующими почти замкнутый круг до 50 см диаметром на черешках до 60 см длины. В отличие от Нижней Гвинеи, где первым поселенцем после выжигания бывает почти повсюду *Lophira lanceolata*, местный вид того же рода *L. alata* не обладает таким свойством.

Если использование участков под культуру продолжается только 2—4 года и залежь сохраняется не более 4 лет, вторичные леса принимают особый характер. Более богатые почвы быстрее заселяются травами, которые покрывают их густым ковром. В течение одного года территория превращается в непроходимые заросли трав, кустарников и лиан. При повторном использовании участка под культуру, в особенности на легких почвах, вторичная растительность формируется из ограниченного числа видов. Древесные породы развиваются медленнее, из высоких деревьев сохраняются лишь немногие, а заросли кустарников состоят из видов, не превышающих 4—5 м высоты. Преобладающими видами на таких участках являются некоторые представители сем. *Connaraceae*, например *Byrsocarpus coccineus*, *Agelaea trifolia*, *Cnestis ferruginea*, сем. *Sapindaceae* — *Allophylus africanus* и *Paullinia pinnata*, а также известный кустарник из сем. *Apocynaceae* — *Rauwolfia vomitoria*. Последний вид содержит во всех органах резерпин — ценное лекарственное средство, из-за которого он истреблялся в последние годы.

Из других видов заслуживают упоминания *Clausena anisata*, *Ficus exasperata*, *Icacina mannii*, *Mallotus oppositifolius*, *Microglossa volubile*; встречаются также некоторые виды *Combretum*, масличная пальма и типичные лесные деревья — *Dialium guineense*, *Monodora tenuifolia*, *Trema guineensis*. Растительный покров состоит из травянистых растений, отчасти сорных.

На обедненных, интенсивно используемых почвах древесные виды сменяются травами; чаще всего первым пионером является *Imperata cylindrica*. Сначала этот злак поселяется небольшими пятнами между кустами *Rauwolfia vomitoria*, *Ficua exasperata* и другими вторичными кустарниками, но вскоре он уже занимает большие площади там, где он был когда-то уничтожен перед началом обработки почвы. Вообще этот злак, пожалуй, самый распространенный представитель своего семейства; мы встречали его по всей стране. Следует упомянуть также *Andropogon gayanus*, *Loudetia arundinacea*, *Pennisetum purpureum*. Виды *Andropogon* на более поздних стадиях развития постепенно вытесняют *Imperata cylindrica*; благодаря своему высокому росту они заслоняют растения *Imperata*, не выносящие тени.

В пределах вторичных лесов часто встречаются большие участки, где регулярные пожары поддерживают злаковый покров, облегчая ему проникновение в соседние заросли. Злаки уничтожают сеянцы деревьев. Напротив, лианы оплетают крупные травы и нередко душат их. Происходит борьба между надвигающимися на лес растениями саванны и лианами, «защищающими» лесные деревья (Aubréville, 1947).

Если почва достаточно глубока и не деградирована, подавление злакового покрова может привести к возобновлению леса, но постоянные пожары поддерживают режим, свойственный саванне. Почва, лишенная предохранительного лесного покрова, постепенно выщелачивается тропическими ливнями. Если в глубине имеется панцирь (водонепроницаемая порода), он оказывается все ближе к поверхности, все больше затрудняя возобновление леса. Таким путем образуются поляны, которые уже не смогут зарасти лесными деревьями. Последними древесными видами, которые еще можно встретить на таких полянах, являются *Dialium guineense*, *Chlorophora excelsa*, *Phyllanthus discoideus*, *Combretum* spp., масличная пальма.

Если растительный покров смог так или иначе восстановиться и участок подвергается обработке, развивается настоящая саванна. Злаки обычно не превышают 1.5 м в высоту, чаще всего встречаются виды *Anadelphia*, *Rhytachne*, *Panicum* spp.

Заселение таких участков происходит постепенно, начинаясь со злаков и кончаясь обычной растительностью саванн. Но очень часто в сухой период сюда доходят пожары,

начинается эрозия, появляется снова обнаженный панцирь и все усилия природы возобновить растительный покров сводятся к нулю (Adam, 1968).

Действие, аналогичное огню, оказывают также слишком частая распашка земли плугом и выкорчевка деревьев. Кратковременная залежь, культура до полного истощения почвы, посев фонио — основные причины вымирания леса на его границе. На участках, которые в качестве опыта были предохранены от огня, вторичная саванна, заселялась древесными породами: сначала образуются кустарниковые заросли, а затем восстанавливается лес (Adam, 1947a).

Участки девственного первичного леса встречаются в Лесной Гвинее все реже. Лучше всего сохранился девственный лес в юго-восточном углу Гвинеи, на границе с Либерией, и в окрестностях горы Нимба, находящейся на стыке трех стран — Гвинеи, Либерии и Берега Слоновой Кости. Нимба, самая высокая гора Гвинеи (1750 м над ур. м.), представляет большой интерес для флориста. Разнообразие экологических условий определяет богатство типов растительности. У подножия горы находится настоящий первичный лес, подробно описанный Шнеллем (1952, 1954). В состав его входят следующие породы: *Piptadenia africana*, *Chrysophyllum prunifolium*, *Pycnanthus angolensis*, *Uapaca guineensis*, *Lophira alata*, *Parkia bicolor*, *Turraeanthus africanus*. Выше по склонам Шнелль выделил 8 типов растительности: 1) леса низких мест — тенелюбивые, мезофильные с их разновидностями — долинными, болотными и др.; 2) заросли кустарников и вторичные леса; 3) саванны на плато с панцирем; 4) горные скребы; 5) высокогорные луга; 6) влажные овраги с *Macaranga rosea* и древовидным папоротником *Cyathea mannii*; 7) болотца на скалах с *Cyanothis lanata*, *Xyris* sp., *Panicum pusillum*, *Habenaria anaphysema*; 8) растительность скалистых склонов с *Catagyne pilosa* и иногда с *Bleria nimbana* — единственным представителем сем. *Ericaceae* в тропической Западной Африке.

К сожалению, во время нашей единственной экскурсии на гору Нимбу нам не удалось подняться выше границы леса и поиски этого интересного эндемичного верескового не увенчались успехом. В 1968 г. на склоне Нимбы организован филиал научно-исследовательского института, где производится детальное изучение и описание растительности Нимбы и ее флористического состава. Так же, как и гора Какулима в Нижней Гвинее, Нимба объявлена заповедником и природа ее пострадала незначительно.

Участки реликтового леса, сохранившиеся кое-где на границе с саванной, состоят из видов растений первичного и вторичного леса. Деревья, доминирующие над лесным пологом, значительно ниже, чем в девственных лесах: деревья верхнего яруса не превышают 30 м, тогда как в девственных лесах они достигают 50—60 м высоты. Нижний ярус реликтовых лесов имеет высоту 10—12 м. Но деревья обычно густые, смыкаются кронами и травяной покров под ними скудный. На участках, обеспеченных дренажем, флора несколько богаче видами и здесь встречаются породы, свойственные сухим участкам девственного леса.

Реликтовый лес влажного типа мы встретили в районе Середу (округ Масента) и местами по границе с Либерией. Наиболее высокие деревья достигают 40—60 м: *Entandrophragma angolense*, *E. utile*, *Triplochiton scleroxylon*, *Khaya grandifolia*, *Hildegardia barteri*, *Mansonia altissima*, *Celtis zenkeri*, *Chlorophora excelsa*, *Cola gigantea* var. *glabrescens*.

Встречаются также кустарники и лианы, виды, характерные для лесной зоны: *Angylocalyx oligophyllus*, *Chytranthus atroviolaceus*, *Rinorea* sp., *Vernonia conferta*. Чаще всего во влажном лесу встречались представители семейств *Annonaceae*, *Apocynaceae*, *Compositae*, *Euphorbiaceae*, *Moraceae*, *Sapindaceae*. Особенно много видов из *Rubiaceae*. Обычны были также *Carpolobia lutea*, *Ouratea duparquetiana*, *Ou. flava*, *Ou. schloeleiana*.

Очень распространены лианы и лазающие кустарники. Одни виды обвивали низкие деревья и кустарники, другие поднимались в кроны высоких деревьев. Здесь встречены лианы из семейств *Combretaceae*, *Apocynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Convolvulaceae*, *Mimosaceae*, *Papilionaceae*, *Connaraceae*. Следует отметить 2 вида *Aristolochia albida* и *A. bracteolata*, а также *Pararistolochia goldiana*. Последнее растение поднимается обычно на высоту 6—8 м и образует очень крупные цветки до 45 см длины. Сросшиеся доли околоцветника оканчиваются тремя длинными придатками и окрашены в красно-коричневый или коричнево-пурпурный цвет; нижняя часть околоцветника трубчатая, верхняя — ширококолокольчатая. Этот вид очень декоративен и, несмотря на его неприятный запах, культивируется в оранжереях некоторых европейских стран.

Среди кустарников можно обнаружить молодые растения — сеянцы лесных пород, как например *Hildegardia barteri*, *Malacantha alnifolia*, *Phyllanthus discoideus*, *Sterculia tragacantha*, *Rauwolfia vomitoria*.

В узких долинах горных рек встречаются виды, свойственные влажному лесу. Большой интерес представляет древовидный папоротник *Cyathea mannii*, своеобразная лазающая пальма *Ancistrophyllum opacum* с сильно выдающейся осью перистого листа. На склонах гор растет ползучий папоротник *Dicranopteris linearis*, стелется *Selaginella vogelii*, растут папоротники *Marattia odontosora*, *Linchitis* sp., *Trichomanes* sp.

На стволах деревьев много эпифитов, в том числе *Platycerium angolense*, *Asplenium* sp. и др. Кроме того, здесь встречаются *Acanthus* sp., *Berlinia grandiflora*, *Cleistopholis santalinoides*, *Cola laurifolia*, *Cynometra vogelii*, *Pterocarpus santalinoides*, *P. erinaceus*, *Uapaca guineensis*, *Crinum pauciflorum* (?). Особый тип древесной растительности, известной под названием переходного леса, встречается между первичными или вторичными лесами и саванной. Эти леса были описаны Обревиллем (1947), Шнеллем (1950), Адамом (1968). В переходных лесах распространены как лесные породы, так и виды, свойственные саванне. Этот тип растительности занимает широкую полосу

к северу от зоны влажных девственных лесов и находится в таких климатических условиях, которые могут обеспечить существование настоящего влажного леса. Раньше здесь и был девственный влажный лес. Но лесные породы в этих районах постепенно уничтожались пожарами. Только в защищенных местах еще сохранились некоторые неустойчивые против огня породы. Такие участки сейчас сохранились в речных долинах, влажность которых благоприятствует развитию лесных пород, на плато с богатой почвой и даже на скалистых склонах, получающих влагу преимущественно из атмосферных осадков или из горных источников. На границах с саванной, в типичной переходной зоне, большая часть земель обрабатывается. Предохранение от огня, ограничение рубки и корчевки способствуют развитию лесных пород. Злаковый покров тоже довольно обильный и состоит из *Imperata cylindrica* и разных видов *Andropogon*, к которым присоединяются другие злаки: *Ctenium newtonii*, *Monocymbium cerasiferum*, *Hyparrhenia macrolepis*, *H. subplumosa*, *Schizachyrium sanguineum*.

Древесные породы этих переходных лесов обычно устойчивы против огня, с толстой корой, но многие деревья имеют заметные следы, оставленные пожаром. В этом отношении особенно отличается *Cussonia barteri*; мы ни разу не видели деревьев этой породы без копоти и сажи на стволе и ветках. Деревья здесь стоят редко, дают только светлую тень, но иногда встречаются и сильно затененные участки густого леса со смыкающимися кронами. Преобладающие виды деревьев: *Bridelia micrantha*, *B. atroviridis*, *Crossopterix febrifuga*, *Butyrospermum parkii*, *Daniellia oliveri*, *Hymenocardia acida*, *Lophira alata*, *Parkia clappertoniana*, *Uapaca togoensis*, *Vitex doniana*.

Из кустарников и лиан встречаются *Annona senegalensis*, *Cochlospermum planchonii*, *Combretum hispida*, *C. platypterum*, *Entada africana*, *Gardenia* spp., *Maytenus senegalensis*, *Strychnos spinosa*, *Ochna afzelii*.

Между зоной переходного леса и саванной находится обычно зона смешанной растительности из видов, свойственных саванне и лесу. На открытых местах развивается ковер из *Andropogon tectorum* и *Aframomum latifolium*. Эти растения могут хорошо расти и под тенью высоких деревьев, среди которых преобладают: баобаб *Adansonia digitata*, *Afzelia africana*, *Butyrospermum parkii*, *Chrysophyllum perpulchrum*, *Daniellia oliveri*, *Treculia africana*, *Vitex* sp., а из культурных охраняемых деревьев манго — *Mangifera indica* и *Tamarindus indica*.

Реликтовые виды леса *Combretum racemosum*, *Dialium guineense*, *Phyllanthus discoideus* уживаются здесь с травянистыми представителями саванны, с сеянцами и порослью деревьев, с видами, встречающимися обычно в зарослях кустарников.

Борьба между лесными породами и растениями саванн происходит по всей границе лесной зоны, и преобладание тех или других видов зависит главным образом от деятельности человека. В настоящее время побеждает саванна: ей на помощь приходит человек, не охраняющий растения от пожаров, уничтожающий леса вольно или невольно, не останавливая «огня саванны», когда они охватывают большие участки леса на землях, непригодных для обработки. На карте Лесной Гвинеи, опубликованной Адамом (1968), травянистая саванна широкой полосой вклинивается в леса. Эта карта составлена по исследованиям 1956 г. Теперь положение еще более ухудшилось. Существующие в каждом районе Гвинеи управления «вод и лесов» по мере сил и возможностей борются с пожарами, охраняют заповедные участки лесов, где запрещаются порубки и выжигание. Но меры эти пока мало действенны из-за отсутствия транспорта и невозможности охранять большие участки. Кое-где на выгоревших склонах начинаются посадки деревьев для восстановления леса, но эти работы еще так незначительны, что говорить об их эффективности пока не приходится.

Леса Гвинеи богаты очень ценными древесными породами, которые в соседних странах используются для экспорта. Но из Лесной Гвинеи вывоз леса затруднен отсутствием выхода к морю: реки, начинающиеся в Лесной Гвинее, судоходны и пригодны для сплава только в нижней части, на территории Либерии. Возить сухопутным путем на расстояние в полторы тысячи километров до Нижней Гвинеи по далеко не совершенным дорогам слишком дорого: пятитонная машина берет зачастую 1 огромное и 2 небольших срубленных дерева — диаметр большинства лесных гигантов превышает 1 и даже 2 м.

Заготовки леса ведутся в основном в районе города Н'Зерекоре — административного центра Лесной Гвинеи. При помощи Советского Союза здесь построен лесопильный завод, на котором и сейчас работают советские специалисты. Здесь распиливают деревья на доски, а также перерабатывают древесину на многослойную фанеру. Оставшаяся после «раскручивания» древесины сердцевина ствола идет на изготовление мебели не только в Лесной Гвинее, но и в других районах страны, где имеются мебельные фабрики. Кора тут же сжигается, хотя именно в коре многих деревьев находятся лекарственные вещества, которые могли бы служить ценным побочным продуктом производства.

Н'Зерекоре находится почти на самой границе с Либерией — по прямому пути всего 6 км. Однако этот путь пролегает по непроходимым джунглям сохранившегося здесь первичного леса. Только местные жители могут пройти по одним им известным тропинкам.

В 170 км к северо-западу от Н'Зерекоре находится второй по значению город Лесной Гвинеи — Масента. Первичный лес, который раньше занимал весь этот район, отступил уже давно и окружающие его склоны гор заняты вторичными лесами. Заготовки леса здесь не производятся, но частые лесные пожары препятствуют восстановлению первичного леса и во многих местах начинает побеждать саванна.

Недалеко от города недавно построена чайная фабрика и организованы плантации чайного куста. Фабрика вступила в эксплуатацию только в конце 1967 г., но ее продукция уже аппробирована и идет преимущественно на экспорт. На опытных плантациях испытываются разные сорта чая, в том числе грузинские и болгарские, которые, по словам главного инженера-вьетнамца, дают хорошую продукцию. Кроме черного чая, на фабрике изготовляется также зеленый чай высокого качества.

В 40 км к югу от Масента в лесу, в пос. Середу с 1935 г. существует опытная станция по изучению хинного дерева с маленьким экспериментальным заводом, производящим хинин. Посадки хинного дерева занимают склоны горы Гран-Ниале; здесь созданы террасы на разной высоте до 1005 м, на которых высажены разные сорта хинного дерева. Интродукция хинного дерева в Гвинею была предпринята еще в 1924 г., первые плантации были заложены в Нижней Гвинее и на плато Фута-Джаллона у Лабе и Маму. Эти попытки не имели успеха из-за длительного сухого сезона. Постепенно опыты посадки хинного дерева переносились в разные районы Гвинеи до Н'Зерекоре включительно. Наконец, были найдены подходящие условия в горной системе Зиама, в пос. Середу, где и заложены промышленные плантации. Семена для этих плантаций были выписаны из Индии (провинция Аннам), из Вьетнама, Камеруна, Берега Слоновой Кости и Малабара. Лучшие результаты показали семена из Камеруна: растения, высаженные на террасах на высоте от 800 до 900 м, дали лучший выход хинина (с одиннадцатилетних деревьев). Этими опытами была подтверждена возможность культуры хинного дерева в условиях Лесной Гвинеи. В настоящее время плантации в Середу занимают около 200 га, изыскиваются возможности увеличить их вдвое. Весь хинин, производимый в Середу, поступает на экспорт.

Промышленные плантации засажены одним видом *Cinchona ledgeriana*, дающим более высокий выход хинина. Второй вид, также завезенный в Гвинею, *C. succirubra*, раньше служил в качестве подвоя — размножение хинного дерева производилось прививками. Сейчас основными способами размножения признаны семенной и отпрысковый, и *C. succirubra* сохраняется только для коллекции.

С 1967 г. опытная станция в Середу реорганизована в научно-исследовательский институт. Лаборатории института прекрасно оборудованы, имеется библиотека, гербарий, аналитическая лаборатория, опытное поле и дендрарий. В программу научных исследований включены работы с масличной пальмой и с некоторыми интродуцированными культурами. В дендрарии высажено несколько десятков местных и иноземных пород, а перед зданием лаборатории создана целая коллекция хвойных — кипариса, можжевельника, туи.

В отделе ботаники много лет работает гвинеец Фора Камара, большой знаток растений. Он оказал нам огромную помощь в определении гербария, который мы собирали во время наших экспедиций. До 1966 г. в ботанической лаборатории работали бельгийцы «консультанты», которые в сущности учились у Фора, помогавшего им в изучении гвинейских растений. Наиболее интересные лекарственные виды они посылали в Бельгию, но результаты анализов никогда не сообщали. Между тем в Лесной Гвинее очень развита народная медицина, основанная почти целиком на лекарствах растительного происхождения. За время наших путешествий по Верхней и Лесной Гвинее нам удалось собрать и выяснить применение около 200 местных растений, в том числе несколько десятков видов, которые используются при малярии и лихорадке в качестве заменителей хинина.

Почти во всех поселках Лесной Гвинеи культивируется кофе, а иногда и какао. Чаще всего встречаются в культуре три вида — *Coffea arabica*, *C. canephora* var. *robusta* и *C. liberica*. В лесах встречаются также дикорастущие виды — *C. ebracteolata*, *C. stenophylla*.

Плантации кофе располагаются в Гвинее под пологом леса, и деревья вырастают до 4—5 м высоты. В других районах Африки полог обычно снимают, когда молодые деревца достигают 1 м высоты и ко времени сбора не превышают 2 м. Это облегчает сбор. Возможно, что качество кофе отчасти снижается из-за того, что растения все время находятся в тени. Раньше гвинейский кофе шел на экспорт, однако за последние годы он не выдерживает конкуренции соседних стран и почти вся продукция потребляется в Гвинее.

В Лесной Гвинее развиты ремесла и, особенно, плетение всевозможных изделий из волокон рафии. Эта пальма представлена здесь 2 видами — *Raphia gracilis* и *R. hookeri*, которые встречаются главным образом по берегам пресных озер, болот и речек.

В переходных и вторичных лесах и особенно в лесных саваннах жители занимаются также скотоводством (в небольших размерах). В районе Бейла при помощи Советского Союза организована ферма Фамойля, где изучаются гибриды местного скота с краснодарской породой «Красной степной», завезенные сюда из фермы Дитин (Средняя Гвинея). Работы эти продвигаются успешно.

Ботанические сады

В своей книге о Гвинее П. А. Баранов (1956) упоминает 2 ботанических сада — в Конакри и в Далаба (Фута-Джаллон). Оба сада были основаны в начале XX в. и при посещении Гвинеи нашими ботаниками были в хорошем состоянии. К сожалению, в настоящее время произошли большие изменения: сад в Далаба, до сих пор известный под названием «сад Шевалье» (по имени его основателя), фактически не существует. Сад в Конакри значительно сократился по площади и числу населяющих его пород.

Сад в Далаба был заложен А. Шевалье в 1907 г. Мы были в нем в 1966 г., через 60 лет после его основания и через 13 лет после посещения П. А. Барановым. Из упомянутых в его книге экзотических, неафриканских растений мы нашли здесь только сосны — *Pinus marcusii* и *P. cassis*, чайный «куст», достигший размеров дерева 6—10 м высоты, такую же крупную камелию и камфарный лавр. Знаменитый сад Шевалье превратился в питомник сосен, которые здесь очень хорошо развиваются, размножаются семенами и массами заготовляются для новогодних «елок». Интродукция сосны в Фута-Джаллон оказалась настолько удачной, что сосновые рощицы сейчас встречаются по всей дороге между Далаба и Лабе. Неоднократные попытки культивировать сосну в Нижней Гвинее всегда кончались неудачей.

В лучшем положении находится сад в г. Конакри — парк Камайенн. Этот сад был также заложен Шевалье, но затем его работу продолжал другой ботаник, имя которого неизвестно. Сад назван по названию района. Во время посещения его нашими ботаниками сад находился на окраине города и занимал значительно большую территорию. Сейчас Конакри сильно разросся и сад оказался в самом городе, но площадь его сократилась почти втрое; часть сада отошла под кладбище, часть занята школой партийных кадров. Современная площадь сада всего 13.5 га. В 1961 г. предполагалось его вновь расширить до 20 га и был составлен проект югославским архитектором Драгутин Кишем (Dragutin-Kiš, 1961). Однако проект осуществлен не был. В 1965 г. мы застали парк Камайен, который назывался просто городским питомником, в заброшенном виде: на деревьях не было ни одной этикетки, дорожки заросли травой, многие деревья, описанные Барановым и позднее Драгутиным Кишем, погибли, за пределами сада осталась знаменитая лиана *Lonchocarpus cyanescens*, которую Баранов назвал гордостью сада; она погибла из-за отсутствия ухода. На кладбище еще сохранилась группа бамбука древовидного *Dendrocalamus giganteus*.

Усилиями преподавателей и студентов Политехнического института сад был приведен в порядок, переопределены древесные растения, поставлены этикетки. Большую роль сыграла организация на территории сада мавзолея, куда перенесен прах крупнейших революционеров — борцов за независимость Гвинеи; проведено электрическое освещение, сделаны хорошие дорожки.

В саду хорошо сохранились аллеи из бразильского каучуконоса гевеи *Hevea brasiliensis*, эвкалиптов — лесного гиганта *Entandrophragma angolensis*, аденантеры *Adenanthera pavonina*, красного дерева *Khaya senegalensis* и из интродуцированного из Индии *Conophyllum ionophyllum*. Но многие ценные виды как африканской, так и иноземной флоры исчезли.

Можно надеяться, что молодые ботаники Гвинеи обратят внимание на этот ценный и сейчас единственный в стране сад и примут меры к его сохранению и пополнению.

12 лет прошло с тех пор, как Гвинея освободилась, наконец, от ига колониального режима, получила независимость. Большие перемены произошли в стране. До 1958 г. Гвинея относилась к Французской Западной Африке и носила название «Французской Гвинеи». В стране не было своей промышленности, народное образование стояло на самом низком уровне, в национальных школах преподавали главным образом коран. Для получения высшего образования зажиточные гвинейцы уезжали во Францию и в другие европейские страны.

В настоящее время в Гвинее имеется два политехнических и педагогический институты, классические и технические лицеи, средние профессиональные и девятиклассные общеобразовательные школы. Гвинея уже имеет своих инженеров, геологов, агрономов, химиков и других специалистов, которых готовят гвинейские высшие учебные заведения. В скором времени будут выпуски врачей и фармацевтов.

Восстанавливаются научные учреждения, которые были разорены уходящими колонизаторами, создаются новые научно-исследовательские институты. Типография имени Патриса Лумумбы в Конакри уже много лет выпускает местную газету «Свобода» (Horoya), издает популярную и научную литературу.

Развивается местная промышленность: в Нижней Гвинее работают фабрика спичек и сигарет, текстильная, мебельная, обувная, в Маму организовано производство консервов, строится сахарный завод, в Лесной Гвинее работают заводы по производству хинина, лесопильный и деревообрабатывающий, фабрика мыла и др. В стране добываются алмазы, бокситы.

Но еще очень много предстоит сделать для процветания гвинейского народа, для его полного освобождения от зависимости и в первую очередь от импорта продовольственных товаров. Природа Гвинеи очень богата и растительные ресуры неисчерпаемы: лекарственные, красильные, дубильные, волокнистые, масличные, парфюмерные растения могут служить сырьем для собственной промышленности и ликвидировать импорт из других стран. Однако для достижения этой цели необходимо позаботиться о природных богатствах страны, наладить охрану лесов, избавиться от губительных пожаров.

ЛИТЕРАТУРА

(Базилевская Н. А.). Bazilevskaïa N. (1969). Plantes médicinales de la Guinée. — Базилевская Н. А. (1972). Дикорастущие растительные ресурсы Гвинеи. Растит. ресурсы, 2. — Баранов П. А. (1956). В тропической Африке. — Бахарева С. Н. (1970). Сорта риса Гвинеи. Тр. по прикл. бот. генет. и селекц., 42, 2. — Adam J. G. (1947а). Les formations végétales ligneuses secondaires de la Guinée française. — Adam J. G. (1947б). La végétation de la région de la source du Niger. Ann. Géograph., LVI. — Adam J. G. (1948). Les reliques boisées et les es-

sences des savanes dans la zone préforestiére en Guinée française. Bull. Soc. Bot. Fr., 25. — Adam J. G. (1952). Lutte contre le déboisement en région forestière de la Guinée française par les cultures arbustives. Revue Intern. Bot. Appl. et d'Agric. Trop. (Janv. — fév.). — Adam J. G. (1968). Flore et végétation de la lisière de la forêt dense en Guinée. Bull l'Inst. Fondementale d'Afrique Noire, XXX, A : 3. — Aubréville A. (1947). Les brousses secondaires en Afrique équatoriale. Bois et Forêts des Tropiques, 2.— Aubréville A. (1949). Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale. — Aubréville A. (1950). Flore forestière soudano-guinéenne. — Chevalier A. (1949). L'Agriculture coloniale. Origine et évolution. — Dragutin Kis. (1963). Plantes et plantations urbaines en Afrique Occidentale. Institut d'Urbanisme Zagreb. — Schnell R. (1950). La forêt dense. — Schnell R. (1952). Végétation et flore de la région montagneuse du Nimba. Mémoire IFAN (Institut Français d'Afrique Noire). — Schnell R. (1954). Sur l'origine des savanes de la région des monts Nimba. Bull. Soc. Bot. Fr., 92. — Schnell R. (1957). Plantes alimentaires et vie agricole de l'Afrique Noire. — Schnell R. (1961). Contribution à l'étude botanique de la chaîne de Fon. Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles, XXXI. — Steentopf-Nielsen M. (1965). Introduction to the flowering plants of West Africa.

Московский
государственный университет.

(Получено 2 XI 1971).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 58 (47+57)

ПАМЯТИ Б. А. ФЕДЧЕНКО

(К 100-летию со дня рождения)

E. G. BOBROV. TO THE MEMORY B. A. FEDTSCHENKO. (TO THE 100TH BIRTH ANNIVERSARY)

Борис Алексеевич Федченко, выдающийся ботаник, принадлежит к числу тех ученых-исследователей, блеск имен которых с течением времени не угасает. Обращаясь к прошлому отечественной науки в стремлении понять ее настоящее, мы все более и более убеждаемся в том, насколько плодотворной и значительной была научная и научно-организационная деятельность Бориса Алексеевича и насколько значительно ее влияние в наши дни.

Б. А. Федченко, сын прославленных путешественников-натуралистов, родился 27 декабря 1872 г. Его родители: отец — Алексей Павлович Федченко, зоолог и географ, погиб в сентябре 1873 г. во время научной экскурсии в Швейцарских Альпах, мать — Ольга Александровна Армфельд, тогда молодой начинающий ботаник и помощник мужа. Отец Б. А. происходил из семьи небогатого иркутского предпринимателя, рано разорившегося, его мать — дочь московского университетского профессора А. О. Армфельда. Родители его были людьми своего времени. Они были захвачены прогрессивным общественным движением семидесятников, когда самая передовая интеллигентная молодежь шла «в революцию» или «в науку» (чаще всего естествознание). Брат и сестра О. А. Федченко — Николай и Наталья Армфельды стали революционерами. Н. А. Армфельд, тетка Б. А. Федченко, погибла на каторге.

Б. А. еще в гимназические годы стал интересоваться живой природой. До окончания гимназии он опубликовал результаты своих наблюдений — списки некоторых насекомых и птиц его родного Можайского уезда Московской губернии. Некоторые опубликованные работы, касающиеся растений Алтая, Уфимской и Московской губерний, были сделаны им в соавторстве с матерью еще в студенческие годы. По окончании университета в 1896 г. Б. А. переехал в Петербург, где начал работать в Ботаническом саду, который стал основным и в сущности единственным местом его работы, продолжавшейся здесь 50 лет.

В 1897 г. он отправился для проведения исследований в Тянь-Шань. С того времени Средняя Азия и ее растительный мир стали для него наиболее привлекательными.

В следующие пять лет он совершил несколько путешествий в Среднюю Азию, результатом которых был ряд публикаций, из которых важнейшей явилась «Флора западного Тянь-Шаня» (1905). К этому времени он защитил магистерскую диссертацию «Обзор видов рода *Hedysarum*», что, может быть, и определило в дальнейшем его особый интерес к систематике сем. бобовых. В 1905 г. Б. А. был назначен заведующим Гербарием Ботанического сада. Так началась его деятельность в Гербарии, имевшая поистине выдающееся значение. В результате этой работы Петербургский гербарий по богатству и значению занял место в ряду крупнейших гербариев мира.

С 1908 г. начался особо важный период в научной и организационной деятельности Б. А., связанный с экспедициями Переселенческого управления. Задачей их было почвенно-ботаническое обследование ряда областей азиатской России в целях выявления колонизационного фонда земель с предварительной оценкой их. В этих работах Б. А. участвовал и как организатор и руководитель в сотрудничестве с А. Ф. Флеровым, и как полевой исследователь. В 1908—1916 гг. Б. А. совершил поездки с научной целью по северным цепям Тянь-Шаня (1908 г.), в Забайкалье и на Дальний Восток (1909 г.), в Западный Тянь-Шань и на Зеравшан (1910 г.), на Памир (1911 г.), в горную Бухару (1913 г.), в Голодную степь (1915 г.), в Копетдаг и снова в горную Бухару (1916 г.). В те же годы он совершил несколько поездок в Западную Европу.

Работы Переселенческого управления имели для ботанического изучения России чрезвычайно большое значение и заслуживают специального рассмотрения. Здесь же

уместно рассмотреть научное содружество Б. А. Федченко с Александром Федоровичем Флеровым, очень продуктивное и имевшее немалое значение для развития отечественной ботаники. Содружество это началось в 1896—1897 гг., еще во времена их студенчества, и продолжалось 15 лет. Будучи сверстниками они одновременно стали студентами. Первоначально Федченко и Флеров написали несколько небольших популярных методических и учебных руководств. Некоторые из этих книжек позднее несколько раз переиздавались. Таковы, например, руководства по гербаризации и маленький определитель «Водяные растения».

В 1902 г. Б. А. и А. Ф., молодые ботаники — им было тогда всего по 30 лет — напечатали книгу «Пособие к изучению растительных сообществ Среднэй России». Эта книжка объемом в 184 страницы была издана в Москве авторами, что интересно отметить, так как отчасти характеризует условия печатанья научных работ в то время, а также говорит об энтузиазме молодых ученых, готовых ради важного дела на расходы из собственных средств. Об этой работе недавно напомнила В. Д. Александрова, известный советский ботаник, в своей книге «Классификация растительности» (1969 г.: 145). Пособие Федченко и Флерова охарактеризовано ею как «замечательная книга», являющаяся «первой попыткой отечественной классификации, охватывающей все типы растительности Средней России». Как пишет Александрова, эта классификация (что особенно важно) «была фитоценотической, с привлечением признаков экологии сообществ и их динамики».

Сотрудничество Федченко и Флерова было особенно тесным и плодотворным в 1908—1912 гг., когда они стояли во главе ботанической части почвенно-ботанических экспедиций Переселенческого управления. Методическим руководством, которым пользовались участники экспедиций, стала написанная Б. А. и А. Ф. «Инструкция для ботанических исследований», изданная Переселенческим управлением (1908 г., 68 стр.).

Эти экспедиции, как известно, приобрели громадный размах и имели выдающееся значение в изучении растительного покрова Сибири, Дальнего Востока и Средней Азии. О масштабе их говорит то, что за 9 лет (1908—1916 гг.) было проведено 88 экспедиций, в которых участвовали 55 исследователей-ботаников. Здесь нет, конечно, нужды характеризовать значение этих работ и перечислять десятки опубликованных томов отчетов об этих экспедициях. Существенно напомнить, что их руководителями и непосредственными участниками были Федченко и Флеров, а с 1911 г. руководство ими полностью перешло к Федченко.

В связи с экспедициями Б. А. и А. Ф. начали публикацию очень интересных серий: «Растительность России» (изданы лишь начальные выпуски) и «Флора азиатской России», 18 выпусков которой было напечатано. В эти же годы (1908—1910) Б. А. и А. Ф. напечатали в издании Девриена очень интересную и практически важную трехтомную «Флору Европейской России». Книга эта и до сих пор представляет немалый интерес.

Это плодотворное сотрудничество Федченко и Флерова прекратилось в 1913 г. с избранием последнего профессором Донского политехнического института.

Итак, Б. А. и А. Ф. на протяжении 10 лет организационно и методически направляли ботаническое изучение азиатской России. Они же подвели итог исследованию флоры европейской России и положили начало новому этапу в ее изучении опубликованием указанной трехтомной флоры. Нет нужды особо говорить о том, как все это было важно для развития ботанических исследований в России.

В годы гражданской войны и последовавшей разрухи деятельность Б. А. Федченко приобрела новые черты, отвечавшие насущным требованиям того времени. В практической области это было исследование торфяников, изучение лекарственных и других полезных растений, исследования по вопросам мелиорации, популяризаторская деятельность, экскурсионное дело и, наконец, работа в должности профессора в созданном тогда Географическом институте, ставшем позднее факультетом Ленинградского университета. В то же время Б. А. продолжал интенсивные исследования в руководимом им Гербарии Ботанического сада. В эти годы им было чрезвычайно много сделано для более детальной обработки накопленных за годы переселенческих экспедиций коллекций. Особенно много Б. А. работал над материалами из Средней Азии. Камеральные исследования велись Федченко и его сотрудниками в эти годы с такой интенсивностью, что возникла необходимость в скорейшей и постоянной публикации их результатов. Именно к этому времени относится организация специального издания — «Ботанические материалы Гербария», первоначально выходившего с двухнедельной периодичностью. Издание это позднее превратилось в ежегодник, ставший в своей области одним из виднейших в мировой науке. Как ежегодник «Новости систематики» существует и теперь.

С окончанием восстановительного периода и появлением новых хозяйственных задач расширился географический диапазон ботанических исследований Б. А. Федченко. Немало места в них заняло изучение флоры засушливого Юго-Востока европейской части СССР (1926—1929 гг.). Это объяснялось особым вниманием Наркомзема в те годы к этим областям из-за большой засухи и голода в Поволжье в 1921 г. В связи с этим были проведены полевые исследования в Заволжье и Приуралье и осуществлена специальная обработка гербариев, давшая в итоге шеститомную «Флору Юго-Востока». Это сочинение имело немалое научное значение. Оно интересно также как первая обширная «Флора», написанная в послереволюционные годы, и как опыт большой коллективной флористической работы.

С половины 20-х годов поездки Б. А. в Среднюю Азию стали носить не только исследовательский, но также инструктивный и организационный характер. Он вы-

ступал на съездах и конференциях по изучению производительных сил, участвовал как консультант или исследователь в работах, проводимых в Казахстане, Киргизии, Туркмении и Таджикистане. Еще в 1931 г. Б. А. выступил в Ташкенте с докладом, в котором показал необходимость устройства в Ташкенте филиала Академии наук СССР. В 1932—1935 гг. ему привелось руководить ботаническим сектором Таджикской базы АН СССР, причем он сам участвовал в полевых работах в Гиссарском и Кураминском хребтах. Он принял таким образом участие в создании научных исследовательских центров в советских республиках Средней Азии, оказывал им помощь и сам участвовал в их деятельности.

Со времени первого путешествия в Тянь-Шань в 1897 г. растительный мир Средней Азии стал для Б. А. особенно привлекательным. Изучению среднеазиатских растений он отдавал все силы и время, которые только мог этому уделить. Публикации о растениях Средней Азии, начатые им в 1905 г. сводной «Флорой Западного Тянь-Шаня», продолжались до конца его дней. Уже в то время в соавторстве с матерью Б. А. работал над подготовкой обширного труда «Перечень растений дикорастущих в русском Туркестане». Эта работа, имевшая важнейшее значение для изучения флоры Средней Азии, содержала критический перечень видов высших растений страны с важными справками об их номенклатуре и распространении. За 10 лет было опубликовано шесть книжек, седьмая вышла в 1924 г. Всего в этом перечне было 4750 видов, но работа не была завершена. В кратком извлечении этот перечень был опубликован им в книге «Растительность Туркестана»; число видов в нем составляет 5031. Следует сказать, что на протяжении десятилетий названные труды Б. А. были основными источниками для всех исследователей растений Средней Азии. Только в начале 60-х годов с выходом из печати последних томов «Флоры СССР» данные, сообщенные в этих работах Б. А., были поглощены этим генеральным сводом по флоре Советского Союза.

Работы Б. А. по флоре Средней Азии имеют выдающееся значение, переоценить их невозможно. Имя Б. А. Федченко навечно останется в ряду «отцов» Флоры Средней Азии рядом с именами Э. Л. Регеля и В. И. Липского. Недостаточно принять во внимание только то, что более 250 видов этой флоры открыты им или получили от него свои научные названия. Нужно добавить, что Б. А. больше, чем кто бы то ни было сделал для организации и расширения флористических исследований советской Средней Азии, в том числе для подготовки ботанических кадров. Если с должным вниманием присмотреться к республиканским среднеазиатским «Флорам» и первым выпускам «Определителя растений Средней Азии», выходящим теперь в свет, то нельзя не заметить в них следов полувекового самоотверженного труда Б. А. Федченко по изучению растений этой части Советского Союза.

В 1905 г., как было сказано, Б. А. стал заведовать Гербарием Ботанического сада. С этим назначением начался важнейший период в развитии этого, тогда уже немалого Гербария и превращение его в один из крупнейших Гербариев мира, составляющих тройку великих Гербариев — Ленинграда, Лондона и Парижа. Общее число листов в Гербарии Ботанического сада за 25 лет, когда заведовал им Б. А., едва ли не утроилось. Чтобы дать представление о росте коллекций в эти годы, можно указать следующие цифры, относящиеся к среднеазиатскому отделу Гербария. В 1906 г., в итоге объединения всех относящихся сюда коллекций, был создан особый отдел, насчитывавший не более 40 тысяч листов. К началу 30-х годов, еще до слияния гербариев сада с гербариями бывшего Ботанического музея Академии наук, среднеазиатская коллекция достигла 500 тысяч листов, т. е. более чем удесятирилась. И другие отделы Гербария выросли в несколько раз, может быть, лишь несколько в меньшей пропорции. Накопление коллекций шло не только путем сбора растений в поле, но и в результате даров, покупки наиболее интересных из них и посредством обмена. Особенно значительны были поступления путем обмена из зарубежных стран. Б. А. не только поддерживал старые связи, установленные еще в XIX в., во времена Ф. Б. Фишера и Э. Л. Регеля, но и расширил их. Он организовал и сам вел деятельную переписку по обмену коллекциями с крупнейшими Гербариями мира и с отдельными ботаниками. Поток гербариев из-за рубежа ослабел только во время войн 1914—1920 гг. и последовавшей разрухи.

Росту гербариев и обогащению их коллекций в высокой степени способствовало повседневное внимание к технической стороне дела. Работа с коллекциями была обязательной для всего персонала Гербария, она тщательно планировалась, а выполнение ее контролировалось. Автор настоящих строк помнит, как в 20-е годы на еженедельных получасовых собраниях по субботам заведующие секторами (отделами) Гербария отчитывались в выполнении намеченных на неделю работах и сообщали о планах на предстоящую неделю. Эта повседневная работа, многие годы контролировавшаяся Б. А., принесла свои плоды. Гербарий интенсивно пополнялся, непрерывная техническая работа с коллекциями обеспечивала их порядок и устройство; в результате этого в Гербарии Ботанического сада не было того, что называется в Гербариях «залежами».

В итоге, к началу 30-х годов в Ленинграде был создан один из богатейших гербариев мира, хорошо организованный и содержащийся, в котором трудился значительный коллектив ботаников. Большинство специалистов, работавших в Гербарии как исследователи, были учениками Б. А. Федченко. Им было сделано все для того, чтобы перед этим коллективом можно было ставить большие научные задачи. И такая задача, связанная с общим трудовым подъемом в стране, завершившей восстановительный период, была им тогда поставлена.

Пятилетний план работ Гербария на 1928—1932 годы (Первая пятилетка), как это видно в книге «Сельскохозяйственное опытное дело Наркомзема РСФСР на 1928—

1932 гг.», предусматривал, по предложению Б. А., раздел «Флора СССР», где предполагалась разработка плана всей работы, касающаяся литературных и гербарных материалов, частичная разработка систематики и ботанической географии некоторых семейств, представляющих наибольший научный интерес. В 1929 г. работы по некоторым родам были начаты. В января 1931 г. Б. А. представил дирекции Ботанического сада «План издания флоры СССР». Этот план тогда же был подвергнут самому широкому общественному обсуждению. Он, как известно, выполнен. Тридцатитомная «Флора СССР» общеизвестна. Этот коллективный труд советских ботаников стал крупнейшим в данной области исследованием века.

Мы видим, что Б. А. создал для проведения этой работы материальную базу (накопил обширные коллекции), в значительной мере подготовил кадры (большая часть «Флоры» была написана персоналом Гербария), предложил план самого издания и, наконец, создал атмосферу, необходимую для большого коллективного труда. Как один из авторов «Флоры СССР» он написал для ее разных томов 32 авторских листа, которыми охвачено 572 вида.

Наиболее значительной работой, выполненной Б. А. в последние годы его жизни, была сводка по флоре Ирана. Материалы, обобщенные по этой теме, были переданы им Институту ботаники Академии наук Туркменской ССР в виде рукописи объемом около 60 авторских листов под названием «Обзор флоры Ирана». Над этой рукописью Б. А. работал, будучи совсем больным, когда он уже не выходил из своей комнаты.

Б. А. умер 29 сентября 1947 г. после долгой тяжелой болезни.

В дополнение к сказанному о научной деятельности Б. А. Федченко следует добавить то, что характеризует его лично и о чем молодые ботаники, не знавшие Б. А., могут только догадываться по широте, самоотверженности и плодотворности его деятельности. Б. А. отличался широкой образованностью, истинной воспитанностью, чрезвычайной доброжелательностью, доступностью, простотой в обращении, деликатностью и удивительной демократичностью. Общение с ним доставляло истинное удовольствие.

Имя Бориса Алексеевича Федченко занимает достойное место среди имен виднейших отечественных ботаников первой половины XX в. и является истинным украшением науки.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1935). К истории издания «Флоры СССР». Сов. бот., 1. — Борисова А. Г., О. Э. Кнорринг и В. Л. Некрасова. (1962). К 90-летию со дня рождения Бориса Алексеевича Федченко. Бот. ж., 47, 6. — Линчевский И. А. (1940). Б. А. Федченко как исследователь флоры и растительности Средней Азии. Изв. Всес. геогр. общ., 6. — Липский В. И. (1913—1915). Федченко Борис Алексеевич. Имп. С.-Петербургский Ботанический сад за 200 лет его существования (1713—1913). Т. 3. : 463—478. — Рожевиц Р. Ю. (1940). Борис Алексеевич Федченко. [Список напечатанных работ составил И. А. Оль]. Сов. бот., 3.

Е. Г. Бобров.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 XI 1972).

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 006.3 : 005 : 581.526

СОВЕЩАНИЕ «ПРИНЦИПЫ ТИПОЛОГИИ БОЛОТНЫХ МАССИВОВ» (23—27 V 1972, Киев)

A. P. SOKOL. THE CONFERENCE «PRINCIPLES OF CLASSIFICATION OF MIRES». (23—27 V 1972, KIEV)

В мае 1972 г. Всесоюзное ботаническое общество и Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР организовали в Киеве Совещание, посвященное обсуждению принципов типологии болот. В Совещании приняли участие 80 человек, представляющих различные учреждения 20 городов страны.

Во вступительном слове директор Института ботаники АН УССР К. М. Сытник указал на сложность объекта исследований — болота, требующего для изучения большого количества специалистов различных профилей: геоботаников, торфоведов, гидрологов, почвоведов, зоологов, микробиологов, физиков, химиков и др.

Были прочитаны доклады об общих принципах типологии болот, а также обзорные доклады о состоянии этого вопроса у нас и за рубежом. **Н. И. Пьявченко** (Карельский филиал АН СССР, Петрозаводск) в докладе« О научных основах классификации болотных биогеоценозов» осветил современное состояние вопроса классификации болот, рассмотрел принципы разработки классификации болотных биогеоценозов и слагаемых ими болот, предложил схему, отражающую его точку зрения по этому вопросу. В докладе **Е. А. Галкиной, В. Н. Кирюшкина, Т. Г. Абрамовой** (Межведомственная комиссия по аэрофотосъемке и Ленинградский университет) шла речь о болотных массивах как сложных компонентах ландшафта; о растительности, торфе и воде, представляющих единый, лабильный комплекс; о лабильности, определяемой внутренними противоречиями, возникающими между компонентами самого болота и географической средой. Было отмечено, что ложе болот, его гидрологический режим определяют условия возникновения и дальнейшего развития болотных массивов. На этой основе и следует типизировать болотные массивы и их системы. **Е. М. Брадис** (Институт ботаники АН УССР, Киев) в докладе «Обзор классификаций болотных массивов, используемых в СССР», сопоставила взгляды и направления по классификации типов болот, начиная от первых советских работ в области болотоведения до наших дней. Рассматривались соответствующие определения болота, типа болотного массива и различные направления в типологии болот: биогеоценологическое, геоморфологическое, эколого-фитоценотическое и др. Один из старейших советских болотоведов **Н. Я. Кац** (Москва) сделал доклад «О типологии и классификации торфяников». Он показал, что основное значение при классификации имеют кардинальные (главные) факторы, принадлежащие самому объекту — торфяному массиву, а именно — растительность и характер залежи; геоморфологические же факторы (форму ложа и условия залегания болота) надо изучать, но вводить их в классификацию не следует, ибо с включением их мы получаем внутренне крайне разнородные таксоны, а болота со сходными существенными, кардинальными признаками распределяются по разным таксонам. **Н. И. Рубцов** (Институт леса и древесины СО АН СССР, Красноярск) рассмотрел некоторые общие положения ландшафтного болотоведения, в частности, строение болот. Он отметил, что рельеф необходимо считать одним из важнейших компонентов, определяющих сущность болот. Основное внимание в докладе **М. С. Боч** (БИН АН СССР, Ленинград) было уделено характеристике основных направлений в классификации болот в странах Европы и Америки. В зависимости от характера болот той или иной страны, от сложившихся традиций и других причин там применяются различные принципы типологии: геоморфологический (Австрия, Польша, Швейцария), классификация по типу питания и форме поверхности (Англия, Швеция, Америка и др.), комплексные географические (Финляндия) и т. п. В докладе **В. В. Мазинга** (Тартуский университет) «Проблемы терминологии болотных массивов» рассматривались следующие вопросы: отражение логико-методологических принципов классификации в терминологии, возможность сопоставления терминологии на разных языках, проблемы интерна-

циональной унификации терминологии. Вопросам типизации болот по особенностям динамики их развития был посвящен доклад **В. И. Орлова** (Комиссия по изучению производительных сил и природных ресурсов при Президиуме АН СССР, Москва).

Остальные доклады были посвящены характеристике болот различных регионов СССР, на примере которых использовались те или иные принципы классификации болотных массивов.

Болотным массивам европейской части СССР было посвящено 11 докладов. **Т. К. Юрковская** (БИН АН СССР, Ленинград) в докладе «Типы болотных массивов на обзорной карте растительного покрова лесной зоны европейской части СССР» изложила принципы выделения типов болотных массивов по растительному покрову на основании типологических, экологических, динамических и географических критериев. Сделаны некоторые предварительные выводы о географическом распространении картируемых типов. Об изучении типов выпуклых болот крайнего северо-запада Ленинградской области доложила **Т. Г. Абрамова** (Ленинградский университет). В докладе **Г. А. Елиной** (Институт биологии Карельского филиала АН СССР, Петрозаводск) была дана характеристика основных болотных ландшафтов северной и северо-западной Карелии, — районов крупно-грядового рельефа, моренных и волнистых равнин озерного и ледникового происхождения и приморских равнин. Показано развитие болот в разных формах рельефа и решены некоторые вопросы палеогеографии. **Р. П. Козлова** (Институт биологии Карельского филиала АН СССР, Петрозаводск) рассмотрела вопрос о формировании болот с вогнутой поверхностью в зависимости от факторов внешней среды. Установлены динамические ряды, а также южная граница распространения массивов этой группы. Выяснению условий образования верховых болот, их распределению и особенностям торфяных залежей в зависимости от геоморфологических условий был посвящен доклад **М. Григялите** и **Ю. Тамошайтиса** (Географический отдел Академии наук Литовской ССР, Вильнюс). **Х. Х. Алликвээ** (Геологическое управление ЭССР, Кейла) доложила об особенностях некоторых типов переходных болот Эстонии. В докладе **М. А. Конойко** (Институт торфа АН БССР, Минск) рассматривались особенности размещения и развития верховых болот на территории Белоруссии в зависимости от естественноисторических условий, а также принципы их классификации. Выделено шесть типов верховых болот, отличающихся друг от друга по закономерностям распределения растительного покрова, стратиграфии торфяной залежи, гидрологическому режиму, уклону поверхности и другим признакам. В докладе **В. В. Гороховой** (Ярославский педагогический институт) было показано, что для территории Ярославского Поволжья характерно присутствие болотных массивов как в сфагновой облесенной и грядово-мочажинной стадиях олиготрофной фазы развития, так и в мохово-травяной или лесной стадиях евтрофной фазы. Встречаемость на ограниченной территории болот столь разных типов тесно связана с генетическими формами рельефа, а не с воздействием климатических факторов. **К. Ф. Хмелев** (Воронежский университет) типы болот на территории Окско-Донской равнины выделяет по видам-эдификаторам. Для каждого вида-эдификатора указываются границы встречаемости в зависимости от степени трофности и оптимальные для него условия. В дальнейшем устанавливаются корреляции между видами растений и условиями среды. При этом учитываются кислотность, зольность, химический состав (величина насыщения Ca и Mg).

Семь докладов было посвящено вопросам типологии болот Сибири и Дальнего Востока. О болотах тундровой зоны Сибири и принципах их классификации доложила **М. С. Боч** (БИН АН СССР, Ленинград). Она привела характеристики растительности и торфа болот в различных подзонах тундры и дала их районирование. Главными типами тундровых болот Сибири являются полигональные, представленные многочисленными морфологическими разностями, и однородные (некомплексные) кустарничково-сфагновые, травяно-гипновые, травяные и др. Основные особенности тундровых болот: их мерзлое состояние, преимущественно комплексная структура растительности и торфа, малая мощность торфа, олиготрофность, реже мезотрофность. В докладе **Ф. З. Глебова, Л. С. Толейко, Э. В. Старикова** и **В. А. Жидовленко** (Институт леса и древесины СО АН СССР, Красноярск) «Болота среднетаежной подзоны междуречья Оби и Енисея» были охарактеризованы топоэкологические профили болотных массивов в районе с. Александровское в том числе болотные фации, стратиграфия торфяной залежи и ее некоторые физико-химические показатели. По данным спорово-пыльцевого анализа и радиоуглеродных датировок обсужден вопрос о возрасте болот и истории растительности. Характеристике климатических и геоморфологических условий формирования болотных массивов таежного Зауралья в пределах Лозьво-Пелымского и Тавда-Кондинского междуречий был посвящен доклад **В. И. Маковского** (Институт экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР, Свердловск). В докладе **Н. И. Шадриной** (Калининский политехнический институт) «О связи геоморфологических условий с характером растительности и торфонакоплением болотных урочищ восточных предгорий Среднего Урала» была показана определяющая роль элементов рельефа и условий водно-минерального питания в формировании видового состава растительности, ее пространственном распределении, в образовании различных видов торфа и их физико-химических свойствах. **Ю. С. Прозоровым** (Лаборатория болотоведения Дальневосточного научного центра АН СССР, Хабаровск) был сделан доклад «Биоценотическая (фациальная) классификация болот Нижне-Амурских низменностей». В классификации использованы смешанные признаки. В низшем таксономическом ранге болота объединяются в виды фаций (биогеоценозов) на основе однородности растительного покрова (ассоциация или комплекс ассоциаций), почв и

микрорельефа. Виды фаций объединяются в группы видов по общности экологии доминирующих растений и сходству положения на рельефе. В высшем ранге — типе фаций (биогеоценозов) группы видов фаций объединяются по условиям питания и жизненным формам доминантов. Методам разработки классификации болот Томской области был посвящен доклад **Ю. А. Львова** (Томский университет). В докладе **Н. А. Березиной, Г. Г. Куликовой, О. Л. Лисс** и **С. Н. Тюремнова** (Московский университет) «Классификация болотных систем центральной части Западно-Сибирской низменности и динамика их растительного покрова» охарактеризовано влияние физико-географических факторов на формирование, развитие и размещение торфяных болот, выявлена связь их с интенсивностью торфообразовательного процесса; рассмотрены современный растительный покров торфяных болот и его динамика в зависимости от генезиса болот, их возраста, стратиграфии, гидрологического режима, размеров. Вопросы классификации болот Западной Сибири нашли отражение также в докладах **Е. А. Романовой** (Институт географии Сибири и Дальнего Востока, Иркутск) «Типы болотных массивов и закономерности распределения их на территории Западной Сибири», **А. В. Предтеченского** и **Е. В. Скобеевой** (трест «Геолторфразведка», Москва) «Геоморфологическая приуроченность различных типов болот центральной части Западной Сибири и применение аэрометодов для их изучения».

На заседании, посвященном типологии болот Украины, было сделано пять докладов. В докладе **Е. М. Брадис** и **Т. Л. Андриенко** (Институт ботаники АН УССР, Киев) на примере Украины рассматривался вопрос о месте евтрофных сфагновых болот в классификации болот, основные черты их сходства и различия с мезотрофными сфагновыми болотами по растительному покрову, pH верхнего слоя торфяной залежи, строению залежи и свойствам торфа. Был сделан вывод, что евтрофные и мезотрофные сфагновые болота очень близки, поэтому целесообразно первые отнести к классу формаций мезотрофных болот. **Л. С. Балашов** и **Н. А. Парахонская** (Институт ботаники АН УССР, Киев), сделали доклад «Проверка классификационной принадлежности сфагновых болот с помощью экологических таблиц и некоторых количественных методов». Они сравнили описания сфагновых евтрофных и сфагновых мезотрофных группировок полесских болот Украины методом графического анализа на экологических ординатах с помощью R-методики (количественная мера сходства) с последующей проверкой степени различия по критерию Стьюдента. **И. М. Григора** (Украинская сельскохозяйственная академия, Киев) изложил основные принципы построения классификации лесных болот на примере Украинского Западного и Центрального Полесья. К лесным относятся болота, в которых степень сомкнутости крон не меньше 0.3, а лесообразующие породы не испытывают значительного угнетения. Были приведены основные таксономические единицы: тип, формация, группа ассоциаций и ассоциация, выделенные с учетом характера растительности, физико-географических условий и хозяйственной деятельности человека. **Т. Л. Андриенко** (Институт ботаники АН УССР, Киев) охарактеризовала четыре геоморфологических типа болот Украинских Карпат: котловинные субальпийского пояса, котловинные лесного пояса, ключевые висячие болота и присклоновые болота. Каждому типу свойственны специфическая растительность и строение залежи. Освещено развитие этих типов болот. **А. И. Кузьмичев** (Институт ботаники АН УССР, Киев) доложил о преобладании в лесостепи Украины трех основных геоморфологических типов болот: долинных, пойменных, балочных. Долинные болота приурочены к днищам долин, по которым происходил сток талых вод Днепровского ледника. Пойменные болота, представленные рядом вариантов, расположены в поймах существующих аллювиально деятельных рек. Балочные болота занимают днища балок.

На заседании, посвященном вопросам типологии болотных массивов для целей народного хозяйства, было заслушано пять докладов. С докладом «К разработке лесохозяйственной классификации болот» выступили **М. М. Елпатьевский, В. Н. Кирюшкин** и **В. К. Константинов** (Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства и Гипроспецгаз, Ленинград). В последние годы все бо́льшие площади болот включаются в мелиоративный фонд, поэтому вопросы их рационального освоения выдвигаются в число важных задач для лесного хозяйства. В основу классификации положено четкое разграничение лесных и безлесных болот. Сообщение об охране болот, имеющих большое научное и народнохозяйственное значение, сделал **В. В. Мазинг** (Тартуский университет). В докладе **В. Н. Ивановой** и **Г. С. Молкина** (Институт гидроэнергопроект, Ленинград) излагались принципы классификации растительных группировок и торфяных залежей болот в связи с прогнозированием всплывания торфа на затопленных болотах при создании водохранилищ. Эти вопросы были рассмотрены на примере геоботанических исследований торфяников в зонах затопления Свирской, Новосибирской, В. Туломской, Понойской, Зейской, Хантайской и других гидроэлектростанций. Приведены классификации болотных массивов в зависимости от практической задачи. Отмечалось значение изучения типологии болот в целом для прогнозирования всплывания торфа. **С. В. Викторов, И. В. Кузьмина** и **В. Д. Шитов** (Всесоюзный научно-исследовательский институт гидрогеологии и инженерной геологии, Москва) сделали доклад «Опыт классификации некоторых типов болот СССР по итогам ландшафтно-индикационных и пенетрационных исследований». Они осветили типологию переходных и низинных болот и заболоченных лугов, основанную на физиономических особенностях и сопротивлении субстрата пенетрации. **И. В. Тодосийчук** (Всесоюзный научно-исследовательский институт гидрогеологии и инженерной геологии, Москва) прочитала доклад «Типы болот севера Западной

Сибири как комплексные индикаторы некоторых компонентов инженерно-геологических условий». Она выделила ряд типов торфяников — индикаторов мощности торфа и геокриологических условий в южной части лесотундры и в северной тайге (левобережье р. Надым). Эти данные, полученные благодаря применению ландшафтно-индикационных методов и аэрометодов, подтверждены бурением, электропрофилированием и вертикальным электрозондированием. **М. А. Шапошников** (Институт «Гипролестранс», Ленинград) сделал доклад «Принципы создания строительной классификации болот». Он рекомендовал схему классификации и изложил ее таксономические «параметры», позволяющие относить отдельные участки болот к тем или иным типам.

Многие вопросы, рассматривавшиеся на Совещании, вызвали оживленные дискуссии. Прения показали, что советские болотоведы применяют самые различные принципы классификации болот в зависимости от конкретных задач, стоящих перед ними, от районов, где ведутся исследования и т. д.

По окончании работы Совещания были организованы экскурсии на ряд болот лесостепной зоны Украины, в дендропарк «Александрия», в Ботанический сад АН УССР.

Участники Совещания отметили хорошую организацию его и выразили благодарность сотрудникам Института ботаники АН УССР, приложившим большие усилия для его созыва и проведения. Все доклады предполагается опубликовать в специальном сборнике «Типы болот СССР и принципы их классификации», который будет издан в Ленинграде издательством «Наука» в 1974 г.

Резолюция Совещания будет опубликована в одном из ближайших номеров «Ботанического журнала», за 1973 г.

А. П. Сокол.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 X 1972).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.3 : 58 (208) (477)

ПЯТЫЙ СЪЕЗД УКРАИНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

I. P. BELOKON. THE FIFTH CONGRESS OF THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY

5—8 сентября 1972 г. в г. Ужгороде состоялся очередной V съезд Украинского ботанического общества (УБО), который подвел итоги проделанной за четыре года работы, наметил новые задачи, стоящие перед УБО — крупнейшим отрядом Всесоюзного ботанического общества, и избрал новые руководящие органы Общества. Кроме того, на съезде были заслушаны научные доклады.[1]

Съезд УБО отметил, что отчетный период в работе Общества совпал с важнейшими событиями в нашей стране. В 1970 г. было широко отмечено 100-летие со дня рождения В. И. Ленина. В 1971 г. состоялся XXIV съезд КПСС, наметивший планы девятого пятилетнего плана. Происходила подготовка к празднованию 50-летия образования СССР. Эти исключительные по своему значению события оказали огромное влияние на жизнь всего советского народа и вызвали небывалый подъем его трудовой активности. Ими же объясняется и активизация всей работы УБО.

Огромных успехов добился советский народ в различных отраслях промышленности, сельского хозяйства, науки и культуры. Столь же велики достижения трудящихся Украины. Это отразилось и на значительном размахе работы УБО, в котором в настоящее время объединены свыше тысячи высококвалифицированных работников. Исследования многих из них широко известны в пределах нашей страны и за рубежом.

V съезд Украинского ботанического общества открылся 5 IX в Лекционном зале Ужгородского областного общества «Знание» выступлением и. о. председателя УБО И. П. Белоконя.

После избрания Президиума, секретариата и мандатной комиссии делегаты и гости почтили минутой молчания украинских ботаников, ушедших из жизни за время между IV и V съездами УБО. Неожиданной и поэтому особенно тяжелой была смерть многолетнего председателя УБО, почетного члена Всесоюзного и Украинского ботанических обществ, регулярного члена Болгарского ботанического общества, заслуженного деятеля науки УССР академика АН УССР Д. К. Зерова. Ушли от нас также А. Д. Алексеев (Харьков), Р. А. Березовская (Черновцы), Н. И. Вакуленко, Е. Д. Карнаух (Киев), Т. Е. Козинец, С. Н. Користин (Львов), А. М. Кухаркова (Харьков), И. А. Макодзеба (Днепропетровск), М. Н. Моисеева, С. Н. Московец, Н. Н. Прахов (Киев), С. С. Пятницкий (Харьков), А. Я. Радионенко, М. В. Черняров (Киев), М. С. Шалыт (Симферополь), Л. А. Шкорбатов (Харьков).

С приветствиями к участникам съезда выступили: от Президиума и Отделения общей биологии АН УССР академик-секретарь К. М. Сытник, от Президиума Всесоюзного ботанического общества — ученый секретарь В. А. Алексеев, от Ужгородского университета — проректор университета С. М. Кишко, от Белорусского ботанического общества — ученый секретарь В. С. Гельтман, от Литовского отделения Всесоюзного ботанического общества — председатель отделения И. К. Дагис и от Украинского микробиологического общества — ученый секретарь В. М. Анохин.

Отчет о работе Украинского ботанического общества за период между IV (1968 г.) и V (1972 г.) съездами УБО сделал ответственный секретарь Общества В. И. Чопик, отчет ревизионной комиссии — ее председатель А. Ф. Бачурина. Они подробно осветили работу УБО, его отделений, секций и групп за истекшие четыре года. В обсуждении отчетных докладов приняли участие М. И. Котов, Ю. Н. Прокудин, А. Л. Бель-

[1] С кратким содержанием прочитанных на съезде докладов и ряда выступлений можно ознакомиться по книге «V з'їзд Українського ботанічного товариства (короткі тези доповідей)». Ужгород, 1972, 271 стр. Кроме того, в настоящее время печатается сборник «Матеріали V з'їзду УБТ», в котором будут напечатаны все доклады и основные выступления на съезде.

гард, К. А. Малиновский, Е. Н. Кондратюк, А. И. Барбарич и М. П. Донец, которые на конкретных примерах работы секций, отделений и групп показали значительную активизацию работы УБО за отчетный период.

Съезд принял решение признать работу УБО за отчетный период удовлетворительной и утвердил отчетный доклад Президиума и ревизионной комиссии УБО.

В тот же день на базе спортивно-оздоровительного лагеря «Скалка» Ужгородского университета, расположенного в живописной гористой местности на берегу реки Уж, состоялось научное заседание. Все дальнейшие заседания съезда проходили также здесь. На этом заседании первым был заслушан доклад **М. И. Котова** «Очередные задачи исследований в области флористики на Украине». Докладчик указал на значительные изменения флоры УССР под влиянием антропогенных факторов. Он отметил, что в настоящее время готовится специальный том дополнений к 12-томной «Флорі УРСР». Подготовлен к печати «Определитель растений Украинских Карпат». Кроме изданной Никитским ботаническим садом «Флоры Крыма», в 1972 г. вышел из печати «Определитель флоры Крыма». М. И. Котов отметил, что за несколько последних десятков лет на территории УССР описано около 800 новых видов растений и описываются все новые и новые виды. В качестве ближайших задач были указаны: составление украинскими и молдавскими ботаниками «Определителя растений Украинской и Молдавской ССР», дальнейший пересмотр видового состава флоры УССР, проведение ботанико-географического анализа, выяснение путей формирования современной флоры УССР и ее связи с ископаемой флорой. Многие виды трудно отличимы, поэтому докладчик предложил, кроме морфолого-географического метода, применять при их изучении также анатомический, кариологический, экологический и другие методы. В дальнейшем следует начать составление монографий отдельных семейств и родов на уровне достижений мировой науки и начать подготовку нового издания «Флори УРСР».

В докладе **А. Т. Артюшенко** «Основные задачи в области истории растительности на Украине» было, в частности, отмечено, что флорогенетические иследования, проводившиеся в нашей стране (Танфильевым, Пачоским, Высоцким, Лавренко, Клеоповым и др.), дали возможность на основании географического анализа флоры объяснить основные черты ее развития с конца третичного периода и местонахождения рефугиумов, установить возраст и характер эндемизма украинской флоры и др. Проводится также изучение истории растительного покрова УССР (кайнозой) с применением метода спорово-пыльцевого анализа (Д. К. Зеров, А. Т. Артюшенко, Н. А. Щекина, С. В. Сябряй, Г. А. Пашкевич, С. И. Паришкура, Е. Т. Ломаева и др.). Эти исследования позволили осветить характер растительности и палеогеографических условий на территории Украины в различные этапы третичного и четвертичного периодов.

В. И. Чопик прочитал доклад «Современные методы в изучении систематики и географии цветковых растений». Он отметил, что уже с 30-40-х годов классические методы в систематике растений стали обогащаться новыми концепциями и методами; для решения вопросов филогении и систематики начали использовать данные цитологии, биохимии, генетики, эмбриологии. С завершением инвентаризации флоры во многих европейских странах начинается новый, высший этап флористических исследований — картирование флоры. Докладчик считает, что главным в систематических исследованиях должен быть классический морфолого-географический метод, другие же методы должны служить подспорьем для подтверждения или опровержения результатов, полученных этим методом.

В обсуждении заслушанных на этом заседании докладов приняли участие Д. Н. Доброчаева, А. Н. Окснер, С. В. Сябряй, Н. А. Казанская, Ю. Н. Прокудин, В. В. Тверетинова, Н. А. Щекина, С. С. Фодор, Е. Л. Кордюм, Б. Е. Балковский, В. И. Малюк, М. Г. Калиниченко, И. В. Вайнагий, Ф. Л. Щепотьев.

На утреннем заседании 6 IX первым был заслушан доклад **А. Н. Окснера, А. М. Матвиенко, А. Ф. Бачуриной, Н. П. Масюк и О. Б. Блюма** «Главнейшие вопросы и задачи исследования лишайников, мхов и водорослей». Основные задачи, стоящие перед лихенологами и бриологами, — дальнейшее всестороннее и углубленное изучение флоры и растительности лишайников и мохоподобных республики, а также СССР в целом, завершение работ по составлению «Флори лишайників України», «Визначника лишайників України» и участие в подготовке очередных выпусков изданий АН СССР — «Определителя лишайников СССР» и «Флоры лишайников СССР». Первоочередной задачей альгологов является завершение «Визначника прісноводних водоростей України» и начало работ по составлению «Флори водоростей України». В связи с проблемой «чистой воды» большое внимание должно быть уделено изучению детоксицирующих функций бактерий и водорослей.

В докладе **М. Я. Зеровой и И. А. Дудки** «Очередные задачи микологических исследований на Украине» выдвинута первоочередная задача — планомерное, целеустремленное изучение микофлоры с целью создания «Флори грибів України». Необходимо обратить внимание на повышение уровня изучения грибов и применять, кроме сравнительно-морфологического, также анатомический, культуральный, а иногда и биохимический и математический методы исследования, применение электронного сканирующего микроскопа и др.

В докладе **В. И. Билай** «Актуальные вопросы теории и практики экспериментальной микологии» кратко освещена история развития экспериментальной микологии и некоторые главнейшие вопросы этой науки: морфогенез грибов, флора и систематика микромицетов, вопросы регулирования роста и физиологической активности при их культивировании, рост грибов в экстремальных условиях, значение их в процессах

распада веществ в природе и др. На основе этих исследований начинается изучение вопросов экспериментальной систематики и критический пересмотр отдельных систематических групп микромицетов. Изданы «Атлас мукоровых грибов» и несколько монографий об отдельных группах микромицетов. Началась подготовка к изданию 3-томной «Микофлоры почв Украины» и т. д.

В обсуждении докладов, заслушанных на этом заседании, приняли участие М. Ф. Макаревич, И. И. Погребняк, И. А. Дудка, А. С. Бухало, Э. З. Коваль, П. А. Трибун, Н. В. Гаевая, В. И. Комендар, Н. П. Масюк, А. Л. Бельгард.

На вечернем заседании был заслушан доклад **Г. И. Билыка, В. И. Комендара и К. А. Малиновского** «Итоги изучения растительного покрова и проблемы развития геоботанических и биогеоценологических исследований на Украине». В докладе отмечены основные результаты изучения растительного покрова УССР за последние годы. Эти исследования послужат теоретической основой рационального использования и возобновления ресурсов биосферы и их охраны.

В обсуждении доклада приняли участие В. Г. Колищук, Д. В. Воробьев, Н. Е. Воробьев, А. Л. Бельгард, В. П. Куликовский, Т. К. Зеленчук, В. С. Ткаченко, М. А. Голубец, А. В. Гордецкий.

На этом же заседании было заслушано информационное сообщение Л. Е. Родина о XII Международном ботаническом конгрессе в Ленинграде (1975 г.).

7 IX состоялось четвертое научное заседание, на котором был заслушан доклад **К. М. Сытника** «Актуальные проблемы охраны природы». Он указал, что борьба с нерациональными методами использования природных богатств — экономическая необходимость, дело, от которого зависит прогресс и процветание человеческого общества. Проблема охраны природы — комплексная, над решением ее должны работать биологи, химики, технологи, правоведы, экономисты и представители многих других наук. Но особенно важное значение в решении этой проблемы имеет ботаника, так как объект ее изучения — флора и растительность — важнейшая составная часть биогеоценозов.

В обсуждении доклада приняли участие Е. Н. Кондратюк, С. М. Стойко, Д. Н. Доброчаева, Е. М. Брадис, П. И. Фещенко, М. Г. Курдюк, И. И. Погребняк, М. Я. Зерова, Д. С. Ивашин, Б. Е. Балковский, В. Г. Тарабрин, А. В. Гордецкий, Л. С. Скворцова, Л. С. Балашов, А. В. Фисюнов, М. И. Котов, В. И. Комендар.

На вечернем заседании **В. И. Малюк и В. П. Банникова** сделали доклад «Состояние и задачи цитологических и эмбриологических исследований». Было отмечено, что в разработку ряда вопросов цитологии очень важный вклад внесли фитоцитологи Украины. В последнее время в научно-исследовательских лабораториях республики изучается ультраструктура растительных клеток, их энергетический баланс, исследуются цитологические аспекты клеточной дифференцировки, полиплоидии и регенерации, продолжаются работы по кариологии отдельных систематических групп. В докладе обсуждались реальные возможности концентрации усилий цитологов Украины на разработку наиболее актуальных научных направлений.

В докладе **Э. Г. Судьиной** «Современные проблемы эволюционной биохимии» были освещены возможности использования эволюционистами и систематиками знаний о химическом составе и биохимических особенностях растений. Кроме того, были охарактеризованы основные положения эволюционной биохимии.

В обсуждении докладов, прочитанных на этом заседании, приняли участие К. Ю. Кострюкова, Н. Э. Зайковская, Е. Л. Кордюм, Ю. В. Манивчук, В. П. Петрушина, Л. И. Мусатенко.

8 IX были рассмотрены организационные вопросы. Прежде всего был принят новый устав УБО. Прежний устав Украинского ботанического общества, утвержденный Президиумом Всесоюзного ботанического общества 2 VI 1950 и Президиумом АН УССР 8 XII 1950, в значительной мере устарел. В связи с утверждением 31 XII 1970 Президиумом АН СССР нового устава Всесоюзного ботанического общества, одобренного IV съездом ВБО, было сделано предложение принять новый устав УБО, согласовав его с новым уставом ВБО. Это и было осуществлено на V съезде УБО. Принятый съездом устав УБО аналогичен уставу ВБО, в него введены только небольшие дополнения, связанные с местными условиями. V съезд УБО принял решение перевести всех членов-корреспондентов, существовавших согласно старому уставу УБО, в действительные члены. Принято также решение проводить выборы новых руководящих и других органов Общества по новому Уставу, так как он соответствует уставу ВБО.

Нерушимое содружество ботаников Советского Союза проявилось во время выборов почетных членов УБО. V съезд УБО единогласно избрал почетными членами Украинского ботанического общества Е. М. Лавренко (Ленинград), М. Х. Чайлахяна (Москва), Ф. Э. Реймерса (Иркутск), И. К. Дагиса (Вильнюс), Н. Н. Кецховели (Тбилиси), Д. К. Саидова (Ташкент), А. И. Барбарича, И. П. Белоконя, Г. И. Билыка, Е. М. Брадис (Киев), Г. В. Козия (Львов), И. И. Погребняка (Одесса) и А. И. Соколовского (Киев). Среди избранных—ботаники 9 городов пяти союзных республик.

Затем съезд перешел к выборам Совета, ревизионной комиссии и президента Украинского ботанического общества.

Съезд избрал Совет УБО в следующем составе: А. Т. Артюшенко, В. П. Банникова, И. П. Белоконь (Киев), А. Л. Бельгард (Днепропетровск), В. И. Билай, Г. И. Билык, О. Б. Блюм, П. А. Власюк (Киев), Т. Д. Водопьянова (Симферополь), М. А. Голубец (Львов), Р. В. Ганжа (Полтава). А. В. Гордецкий, И. М. Григора, А. М. Гродзинский, Д. М. Гродзинский (Киев), И. Г. Дерий (Черкассы), И. А. Доб-

ровольский (Кривой Рог), Д. Н. Доброчаева (Киев), М. П. Донец (Белая Церковь), И. А. Дудка, М. Я. Зерова, М. В. Клоков (Киев), Г. В. Козий (Львов), В. И. Комендар (Ужгород), Е. Н. Кондратюк (Донецк), К. Ю. Кострюкова, М. И. Котов, Е. Л. Кордюм (Киев), М. Г. Курдюк (Аскания-Нова), А. С. Лазаренко (Львов), А. Л. Лыпа, М. Ф. Макаревич (Киев), К. А. Малиновский (Львов), В. И. Малюк, А. В. Манорик, Н. П. Масюк (Киев), Ф. Ф. Мацков (Харьков), Т. А. Мережко (Киев), Г. Х. Молотковский (Черновцы), С. А. Мулярчук (Нежин), Л. И. Мусатенко, В. К. Мякушко, А. С. Оканенко, А. Н. Окснер, Н. М. Пидопличко (Киев), И. И. Погребняк (Одесса), Ю. Н. Прокудин (Харьков), Д. Ф. Проценко, К. М. Сытник, А. И. Соколовский, Э. Г. Судьина (Киев), В. А. Сурков (Херсон), А. А. Табенцкий (Ворошиловград), Ф. К. Тихомиров, В. Г. Ткаченко (Одесса), В. С. Ткаченко, А. В. Топачевский, С. С. Харкевич (Киев), С. П. Черевко (Мелитополь), Ю. Р. Шеляг-Сосонко (Киев), Ф. Л. Щепотьев (Донецк).

В состав ревизионной комиссии Украинского ботанического общества вошли: А. Ф. Бачурина, И. И. Гордиенко (Киев), Е. Д. Ермоленко (Харьков), Э. З. Коваль, М. Ф. Смицкая (Киев), С. М. Стойко (Львов), Е. Е. Сыроватко (Днепропетровск).

Президентом Украинского ботанического общества единогласно был избран К. М. Сытник.

После этого состоялся пленум Совета УБО, который избрал Президиум Совета УБО в следующем составе: И. П. Белоконь, А. Л. Бельгард, В. И. Билай, Г. И. Билык, О. Б. Блюм, Д. Н. Доброчаева, И. А. Дудка, Е. Н. Кондратюк, К. Ю. Кострюкова, М. И. Котов, К. А. Малиновский, В. И. Малюк, А. В. Манорик, Н. П. Масюк, Т. А. Мережко, А. Н. Окснер, Ю. Н. Прокудин, К. М. Сытник, В. С. Ткаченко, С. С. Харкевич, Ю. Р. Шеляг-Сосонко. Пленум избрал вице-президентами УБО И. П. Белоконя, Г. И. Билыка, Ю. Н. Прокудина и Ю. Р. Шеляг-Сосонко, ученым секретарем — В. С. Ткаченко и казначеем — Т. А. Мережко.

На заседании ревизионной комиссии УБО председателем избрана А. Ф. Бачурина, заместителем председателя — И. И. Гордиенко и секретарем — М. Ф. Смицкая.

На последнем заседании, состоявшемся в тот же день 8 IX, было принято решение съезда, в котором, в частности, отмечена необходимость усиления работы по охране растительного мира. В связи с этим, съезд постановил просить бюро Отделения общей биологии возбудить ходатайство перед Президиумом АН УССР об образовании в системе Академии наук УССР научно-исследовательского института биогеоценологии и охраны природы, а также об издании специального журнала по вопросам охраны природы. Кроме того, принято решение обратиться в Госкомитет по охране природы Совета Министров УССР с просьбой основать заповедник в пределах Товтр (Западное Подолье, Тернопольская область), ходатайствовать перед Закарпатским исполкомом депутатов трудящихся об объявлении заповедной всей «Долины нарцисов» (урочище «Киреш» Хустского р-на). Решено также просить Президиум АН УССР создать комиссию в составе ботаников, зоологов и экономистов для разработки предложений по сохранению и восстановлению комплексного заповедника «Аскания-Нова» на основе заповедной степи, дендропарка и зоопарка, а также поставить вопрос перед соответствующими советскими и партийными органами о передаче Украинского института животноводства степных районов «Аскания-Нова» в систему Академии наук УССР. Съезд постановил просить Совет Министров УССР создать администрацию Карпатского и Полесского государственных заповедников и укомплектовать их штатом научных работников. В связи с тем, что бурение поисковых скважин на газ, нефть и их добыча в северо-западной части Черного моря отрицательно сказываются на филофорном поле Зернова и использовании побережья для отдыха трудящихся, съезд постановил просить Совет Министров УССР пересмотреть вопрос о целесообразности добычи нефти и газа в Черном море на данном этапе. Признано необходимым расширить подготовку и издание учебников и учебных пособий по различным отраслям ботанической науки, определителей растений и ботанических путеводителей по отдельным ботанико-географическим районам. Принято решение просить Министерство высшего и среднего специального образования УССР усилить подготовку специалистов по биогеоценологии, палеоботанике, низшим растениям и охране природы на биологических факультетах университетов, а также создать специальную кафедру охраны природы в Киевском университете. Съезд одобрил планируемый на декабрь месяц созыв научных конференций Украинского ботанического общества совместно с Институтом ботаники им. Н. Г. Холодного и ЦРБС Академии наук УССР, посвященных 50-летию Советского Союза. Принято также постановление созвать следующий, VI съезд Украинского ботанического общества в г. Донецке.

V съезд УБО окончил свою работу выступлением вновь избранного президента УБО К. М. Сытника, который поблагодарил делегатов за высокую честь избрания его руководителем одного из крупнейших отрядов Всесоюзного ботанического общества — Украинского ботанического общества. Он информировал делегатов съезда о заседаниях Совета и ревизионной комиссии УБО и результатах выборов членов Президиума Совета УБО, вице-президентов, ученого секретаря, казначея и о распределении обязанностей между членами ревизионной комиссии. Президент УБО наметил основные задачи, стоящие перед Украинским ботаническим обществом на ближайшее время. Была подчеркнута, в частности, необходимость более тесных контактов ботаников различной специализации, проведения научных конференций и заседаний, посвященных 50-летию Советского Союза в Киеве, а также в отделениях, секциях и группах Общества, должной подготовки к предстоящему в сентябре 1973 г. V Делегатскому съезду Всесоюзного ботанического общества в Киеве. От имени участников

съезда К. М. Сытник поблагодарил заботливых хозяев — ужгородских ботаников и руководителей Ужгородского университета за прекрасные условия, созданные ими для работы съезда.

В постановлении «О подготовке к 50-летию образования Союза Советских Социалистических Республик» ЦК КПСС призвал всех трудящихся нашей страны отметить большой праздник единства, дружбы и братства всех наций и народностей нашей страны — 50-летия Советского Союза — новыми успехами в выполнении решений XXIV съезда партии, задач девятой пятилетки. V съезд Украинского ботанического общества, проходивший в период подготовки к замечательному празднику, показал, что украинские ботаники как неразрывная часть многомиллионного советского народа сделают все, что в их силах, для выполнения этих величественных задач.

После окончания съезда для участников его была организована экскурсия по Карпатам.

И. П. Белоконь.

Украинское ботаническое общество, г. Киев.

(Получено 17 X 1972).

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

Редколлегия «Ботанического журнала» доводит до сведения авторов, что оригинальные статьи не должны превышать 25 страниц, а сообщения — 15 страниц машинописного текста. В этот объем входят рисунки и список литературы. Статьи должны оформляться строго в соответствии с Правилами для авторов «Ботанического журнала».

ОТ РЕДАКЦИИ

В № 1 «Ботанического журнала» за 1973 год опубликована статья Ю. А. ЛУКСА и И. В. КРЮКОВОЙ «Ценные, редкие и исчезающие растения флоры Крыма». В этой статье допущено нетактичное высказывание в адрес московского ботаника П. А. Смирнова. В связи с этим редколлегия выражает свое сожаление и приносит извинения П. А. Смирнову.

Vol. LVIII № 5

May, 1973

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

О КОНКУРСЕ НА СОИСКАНИИ ПРЕМИИ им. Н. И. ВАВИЛОВА

Академия наук СССР объявляет конкурс на соискание премии им. Н. И. Вавилова в размере 2000 руб., присуждаемой советским ученым за выдающиеся исследования в области генетики, селекции и растениеводства.

Право выдвижения кандидатов на соискание премии представлено научным учреждениям СССР и союзных республик, высшим учебным заведениям, научным и научно-техническим обществам, действительным членам и членам-корреспондентам Академии наук СССР и академий наук союзных республик, научным советам по проблемам науки. На соискание премии могут быть представлены работы или серии работ единой тематики, как правило, отдельных авторов. При представлении коллективных работ указываются лишь ведущие авторы, но не более трех человек.

Работы, ранее удостоенные Ленинской премии, Государственной премии, а также именных премий академий наук союзных республик или отраслевых академий и других ведомств, на конкурс не принимаются.

Срок представления работ — до 26 августа 1973 г.

Работы направлять в Академию наук СССР (Москва, В-71, Ленинский проспект, 14) с надписью: «На соискание премии им. Н. И. Вавилова», прилагая а) мотивированное представление, включающее научную характеристику работы; б) опубликованную работу (серию работ), материалы научного открытия или изобретения в 3 экз.; в) сведения об авторе; г) справку о том, что представленная на конкурс работа не была удостоена премий, указанных выше.

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Л. М. Бова* и *Ф. Я. Петрова*

Сдано в набор 16/II 1973 г. Подписано к печати 20/IV 1973 г. Формат бумаги 70×108[1]/16.
Печ. л. 9 = 12.60. усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.45. Тип. зак. 72. М-05386. Тираж 2619.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056

ВНИМАНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ!

Всесоюзный институт научной и технической информации (ВИНИТИ) Государственного комитета Совета Министров СССР по науке и технике и Академии наук СССР издает в 1973 г. информационный сборник по биологии обзорного типа **«ИТОГИ НАУКИ И ТЕХНИКИ»**, серия «Общая экология. Биоценология. Гидробиология. Том 1. Биологическая продуктивность водоемов».

Сборник содержит 3 обзора:

«ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ МОРЕЙ И ОКЕАНОВ» (автор — д-р биолог. наук Ю. И. Сорокин); рассматриваются результаты исследований за последние 5 лет по важнейшей проблеме биоокеанологии — первичной продукции морей и океанов; особое внимание уделено вопросам новейшей методики, экологии фотосинтеза фитопланктона в природных условиях, структуры фотосинтезирующих сообществ и эффективности их функционирования в разных районах мирового океана.

«БАКТЕРИАЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ В ВОДОЕМАХ» (автор — д-р биолог. наук Ю. И. Сорокин); помимо задачи совершенствования методики исследования бактериальной продукции в морских и континентальных водоемах рассмотрены вопросы интенсивности и механизма продуцирования у водных бактерий, его энергетической эффективности, источников энергии для микробного биосинтеза и трофической роли бактерий.

«ВТОРИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ МОРЕЙ И ОКЕАНОВ» (автор — чл.-корр. АН УССР В. Н. Грезе); рассмотрены советские и зарубежные исследования вторичной продукции морских беспозвоночных за последние 10 лет. Изложены основные принципы расчета продукции популяций. Сведены материалы по удельной продукции (P/B коэффициентам) у различных животных и ее зависимости от размеров и веса тела организмов и температуры среды. Дана общая оценка продукции зоопланктона и зообентоса отдельных акваторий.

Сборник предназначен для научных и практических работников в области микробиологии, ботаники, зоологии, гидробиологии и ихтиологии.

Предполагаемый объем 8 а. л., ориентировочная цена 80 коп.

Сборник высылается наложенным платежом.

Заказы направлять по адресу: 140010, г. Люберцы, 10, Московской области, Октябрьский проспект, 403, Производственно-издательский комбинат ВИНИТИ, Отдел распространения. Телефон 271-90-10, доб. 26-29, телетайп 205425.